Н. К. КОЛЬЦОВ

# ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

БИОМЕДГИЗ • 1936

# ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

СБОРНИК
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ,
СТАТЕЙ И РЕЧЕЙ
1903—1935 гг.





ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
МОСКВА — ЛЕНИНГРАД
1936

В книге собраны экспериментальные работы, а также статьи и доклады нашего известного биолога, акад. Н. К. Кольцова, по цитологии. Работы эти появлялись в печати на протяжении свыше 30 лет и отражают как развитие исследований и идей самого автора в области изучения организации клетки, так и общий рост цитологии. Книга представляет интерес для широких кругов биологов-специалистов и учащейся молодежи.

Редактор *Н. К. Кольцов.* Техред *А. Троицкая.* Зав. граф. ч. *Е. Смехов.*
Зав. коррект. *Л. Голицына.* Ответ. за вып. в типогр. *Маркелов.*
Уполномоченный Главлита Б-30059. Биомедгиз 159 МД-4Б. Тираж 3 200. Формат $62\times64^{1}/_{16}$. Печ. л. $40^{3}/_{4}+^{1}/_{2}$ л. вкл. Знак. в печ. л. 37 156. Авт. л. 47. Сдано в тип. 21/IV. Подп. к печ. 3/X 1936 г. Заказ 582. Цена 12 р. 80 к. Переплет 1 р. 20 к.

16-я типография треста «Полиграфкнига». Москва, Трехпрудный, 9.



*ПОСВЯЩАЕТСЯ
СТОЛЕТНЕМУ ЮБИЛЕЮ
КЛЕТОЧНОЙ ТЕОРИИ*

## ПРЕДИСЛОВИЕ

### НЕОБХОДИМЫЕ ИСПРАВЛЕНИЯ

| *Страница* | *Строка* | *Напечатано* | *Надо читать* |
|---|---|---|---|
| 71 | 6 снизу | около | окуляр |
| 85 | 1 сверху | рис. 20c | рис. 20d |
| 294 | 18 снизу | Aa | Ca |
| 328 | 20 сверху | распределения | распадения |
| 372 | 1 сверху | $NH_4Cl$ | $SrCl_2$ |
| 379 | 18 сверху | физиологическими | физико-химическими |
| 380 | 22 снизу | 155-минутных | 155 минутных |
| 403 | 13 снизу | 86 и 84 | 86 и 87 |
| 434 | 13 снизу | хромосомами | икс-хромосомами |
| 447 | 3 сверху | 450° | 45° |
| 530 | 24 снизу | одинаковые | одинокие |
| 574 | 1 сверху | Кабриджеса | К. Бриджеса |

Кольцов. Организация клетки

явлений, и все огромные успехи экспериментальной биологии, начиная с открытия кровообращения Гарвеем триста лет назад до последних достижений генетики, механики развития или учения о гормонах, получены нами именно по пути такого упрощающего анализа. Такое неизбежное упрощение, непрестанно обогащающее науку все новыми и новыми фактами, влечет за собою опасность искаженного миропонимания лишь в том случае, если мы на нем останавливаемся, забывая о необходимости синтеза отдельных изученных нами частей в единое целое, имеющее свою историю и непрерывно изменяющееся.

Элементарный химический анализ организма, определение его состава из тех или иных химических элементов и выделение из него определенных химических веществ, будь это мочевина,



# ПРЕДИСЛОВИЕ

## 1

Жизнь определяется обычно, как непрерывный обмен веществ и непрерывная смена энергии в определенной, хотя также постоянно изменяющейся организованной системе. Из этого определения нельзя выкинуть ни одну из его частей, так как в отдельности и обмен веществ и смену энергии мы находим в самых различных явлениях природы, а организованные системы мы также встречаем и в атомах и в молекулах, в кристаллах и в солнечных мирах. Чтобы открыть подлинную специфичность жизненных явлений, необходимо глубже анализировать три основных особенности жизни: обмен веществ, смену энергии и форму системы—«морфу».

Всякий анализ жизненных явлений сопровождается неизбежно упрощением проблемы, так как для анализа мы всегда должны выделить какую-то часть сложнейшей исторически сложившейся и находящейся в непрестанном изменении системы живого организма; и мы изучаем эту часть без связи с целым, стремясь в то же время разложить на все более и более простые и понятные нам физические и химические компоненты. В нашем распоряжении нет вообще иного пути для анализа жизненных явлений, и все огромные успехи экспериментальной биологии, начиная с открытия кровообращения Гарвеем триста лет назад до последних достижений генетики, механики развития или учения о гормонах, получены нами именно по пути такого упрощающего анализа. Такое неизбежное упрощение, непрестанно обогащающее науку все новыми и новыми фактами, влечет за собою опасность искаженного миропонимания лишь в том случае, если мы на нем останавливаемся, забывая о необходимости синтеза отдельных изученных нами частей в единое целое, имеющее свою историю и непрерывно изменяющееся.

Элементарный химический анализ организма, определение его состава из тех или иных химических элементов и выделение из него определенных химических веществ, будь это мочевина,

углеводы, жиры, аминокислоты или стеролы, конечно, уводит нас очень далеко от представления о живом организме, как развивающемся целом. Но мы никогда не откажемся от таких упрощений, так как хорошо понимаем, что без них нам не удастся построить научного представления о жизни. И пока мы не получим сколько-нибудь ясного понимания химической структуры белков—а мы должны признать, что о структуре белковой молекулы и о ее синтезе мы до сих пор почти ничего не знаем—общую синтетическую картину обмена веществ в организме мы должны строить лишь на основании не проверенных, не подтвержденных фактами гипотетических соображений.

Мы имеем основание думать, что в природе нет таких энергетических процессов, которые не сопровождались бы возникновением все новых и новых разниц потенциалов. Когда разницы выравниваются, процесс останавливается. Жизнь есть сложнейший и многообразный непрерывно текущий энергетический процесс, и при ее анализе мы всегда стремимся установить изменение разницы потенциалов для каждого из частичных потоков энергии, для каждого акта раздражимости. К сожалению, это удается лишь в исключительно редких случаях. И все же мы должны стремиться к осуществлению таких анализов хотя бы в немногих простейших случаях, в надежде, что когда-нибудь нам удастся синтезировать энергетическую картину развивающегося яйца в формулах меняющейся разницы потенциалов в различных пунктах силового поля.

Анализ формы сопряжен с еще большими затруднениями и упрощениями, чем анализ обмена веществ и смены энергии. Форму организма, как правило, мы изучаем на трупах, т. е. уже на неживом объекте. Анализ строения организмов на трупах сыграл огромную роль в развитии сравнительной анатомии и палеонтологии и положил основу для создания эволюционной теории. Но, пользуясь этим методом анализа строения организмов, мы чрезвычайно упрощаем всю проблему формы, выхолащиваем из нее элементы развития и каузальности. Синтетическая картина эволюции органических форм не вытекает непосредственно из данных анатомического анализа, а строится нами умозрительно при посредстве ряда гипотетических сопоставлений. Правда, мощное развитие молодой науки XX века—генетики дало в наши руки новый метод анализа формы, и когда-нибудь генетика станет действительно экспериментально-эволюционной наукой. Уже и теперь генетический анализ в некоторых случаях так далеко продвинулся вперед, что мы в состоянии по заранее намеченному плану синтезировать новые формы, так что этим уже вводится некоторый новый элемент каузальности в эволюционное учение, и составляемые нами на основании анализа гипотезы подвергаются проверке на



практике путем синтеза. Но, конечно, и здесь анализ привел к очень упрощенным представлениям: есть очень резкий качественный разрыв между комплексом заключенных в хромосомах генов и структурными особенностями организма. Несмотря на успешное развитие экспериментальной эмбриологии этот разрыв до сих пор остается незаполненным фактическим материалом, и чтобы воссоздать цепь причинных связей, соединяющих заключенный в ядре яйца генотип с фенотипом развивающегося организма, нам приходится нагромождать одну на другую умозрительные гипотезы.

Учение о клетке с самого своего основания сто лет назад явилось одним из самых могущественных методов биологического анализа формы. Само собою разумеется, и здесь анализ сопровождался упрощением проблемы, и притом не только в первые десятилетия развития цитологии, когда на клетки смотрели как на строительные кирпичики определенной формы, но даже в то время, когда уже укрепилось представление о клетке как об элементарном организме, обладающем всеми жизненными свойствами. Конечно, многоклетный организм не есть сумма тканей, а ткани не только сумма отдельных клеток, но нам совершенно необходимо сумму разложить на слагаемые; и если мы когда-нибудь поймем, как происходит обмен веществ и смена энергии в той организованной обладающей определенной формой системе, которую мы вот уже в течение ста лет называем клеткой, то это расчистит путь для дальнейшего синтеза.

Проблеме организации клетки и посвящается настоящая книга, представляющая собрание моих работ, напечатанных за последние тридцать с лишком лет. В своих экспериментальных исследованиях я шел по единственно доступному для экспериментатора пути анализа биологии клетки. Я никогда не скрывал ни от себя, ни от читателя, что сложнейшая проблема жизни при анализе упрощается, и чем мельче выделяемые из суммы слагаемые, тем более интенсивным оказывается упрощение. Моим стремлением всегда было довести эти слагаемые до простоты химических и физических процессов, протекающих в молекулярных структурах, и мне кажется удавалось довести анализ очень близко к поставленной цели. За это меня порою называли «механистом», но по-моему совершенно неправильно, так как при анализе нельзя не быть «механистом», упрощенцем. И при анализе нельзя останавливаться на полпути: каждый желающий сказать свое слово исследователь должен стремиться довести упрощение до конца. И он совершенно прав, если только не забывает при этом о необходимости синтеза, который снова должен воссоздать из физических и химических слагаемых сложную картину жизни со всеми ее качественными особенностями.

На первой стадии такое «сведение» биологических явлений к физике и химии не только вполне законно, но и необходимо: без него нельзя продвинуться далее.

При современном состоянии науки синтез всего учения о жизни чрезвычайно труден и не под силу отдельному ученому. Анализ биологических явлений еще до такой степени далек от полноты, что связать в единое целое обрывки имеющегося налицо фактического материала возможно лишь путем умозрительных гипотез. Каждый ученый, отваживающийся на синтез, наперед знает, что многие из этих гипотез окажутся неверными и будут отвергнуты при практической проверке. Но уже то существенно, что некоторые из этих гипотез будут проверяться и могут подать мысль о постановке тех или иных экспериментов. А для экспериментатора, как я выразился в одном из своих последних докладов, гораздо выгоднее работать с плохими гипотезами, чем вовсе без гипотез, когда неизвестно, что надо проверять.

2

Я полагаю, что настоящая книга может представлять интерес для читателя как история сорокалетних исканий биолога в области одной определенной проблемы: организации клетки. Притом же эти искания в значительной степени отражали параллельное историческое развитие биологической науки, весьма богатое событиями за этот период. Ведь как раз в начале этого периода зарождались новые экспериментальные биологические науки: экспериментальная цитология, биохимия, механика развития, генетика.

Начало девяностых годов XIX века было еще сравнительно небогато новыми идеями: еще только подводились итоги научным проблемам, возникшим во второй половине века. В центре внимания биологов еще стояла сравнительная анатомия и эмбриология, в которых эволюционная теория находила наиболее прочную для того времени опору. В московском университете, где я провел свои студенческие годы, внимание молодых зоологов привлекал всего более «Кабинет сравнительной анатомии», руководимый проф. М. А. Мензбиром. Это был европейски образованный ученый и превосходный лектор, избравший своей основной специальностью орнитологию и читавший очень содержательные лекции по зоологии позвоночных и сравнительной анатомии. Вокруг него собрались такие серьезные научные работники, как В. Н. Львов—приват-доцент, а впоследствии профессор эмбриологии и гистологии, гистолог и философ Н. А. Иванцов, сравнительный анатом А. Н. Северцов, орнитолог П. П. Сушкин; оба последние, как и М. А. Мензбир, были 25—30 лет спустя избраны действительными членами Всесоюзной



академии наук. Таким образом, я никак не могу пожаловаться на то, что студентом попал в плохую школу. Не думаю, чтобы в то время—в первой половине девяностых годов—где-либо в Европе или в Америке можно было найти другую сравнительноанатомическую лабораторию, в которой наука и преподавание стояли бы на значительно более высоком уровне, чем в Москве.

Я с большим увлечением отдался изучению сравнительной анатомии, которая мне казалась в то время самой интересной и самой теоретической из всех зоологических наук; термин «биология» тогда не фигурировал в нашем университетском преподавании. Я издавал литографированные лекции проф. М. А. Мензбира, изучал скелеты в музее, сам затратил немало времени на приготовление хрящевого скелета огромного ската. Когда я был на третьем курсе, М. А. предложил мне попытаться написать сочинение на золотую медаль. Тема этого сочинения «Пояс задних конечностей и задние конечности позвоночных» была уже давно объявлена, по ней уже год работал один из старших товарищей, до срока подачи оставалось только девять месяцев, но я горячо взялся за работу. На новый год я получил длинный список литературы по теме: около 50 названий монографий и журнальных статей исключительно на иностранных языках: немецком, английском и французском. А лингвистом я был в то время совсем плохим, так как в классической гимназии изучал только один новый язык—французский, наименее употребительный в сравнительной анатомии. Тем не менее с задачей я справился и к сроку написал целую книгу в несколько сот страниц (писанных от руки) с двумя десятками таблиц рисунков, нарисованных пером.

Работа эта была для меня, конечно, очень полезна—много полезнее слушания лекций и очень элементарных практических занятий по биологическим наукам, которые тогда были поставлены в Московском университете очень слабо. Я глубоко охватил всю научную литературу по одному из важнейших вопросов тогдашней сравнительной анатомии—по проблеме происхождения и развития парных конечностей позвоночных животных. И на препаратах мне удалось просмотреть очень большой материал по разным группам позвоночных. В то время этот вопрос казался очень модным и вызывал оживленные споры, которые заострялись в только что вышедшей в свет большой монографии фрейбургского анатома Р. Видерсгейма; надо было разобраться в этих спорах и выработать собственную точку зрения, что очень меня увлекало.

Теперь все эти споры отошли в значительной степени в прошлое. Несколько лет назад на заседании Общества испытателей природы после длинного доклада одного из членов обще-

ства о развитии плавников рыб я обратился к председательствовавшему М. А. Мензбиру с вопросом: «Скажите, М. А., за тридцать пять лет после того, как я подал вам свое студенческое сочинение, была ли высказана по этому вопросу какая-нибудь действительно новая, свежая мысль?» Я получил короткий решительный ответ: «Никакой»!

От студенческой работы в то время не требовалось самостоятельного экспериментального исследования. Я, однако, выбрал для самостоятельного исследования один небольшой вопрос—«Развитие таза у лягушки»—и, сам того не сознавая, разработал его с точки зрения тогда только что начавшей развиваться и мне еще совершенно незнакомой науки: механики развития. В январе 1894 года я сделал на эту тему свой первый еще студенческий доклад на секционном заседании Всероссийского съезда естествоиспытателей и врачей. Резюме этого доклада в «Трудах» съезда было моей первой печатной работой.

Вообще, хотя я и специализировался по сравнительной анатомии, меня еще в студенческие годы гораздо более увлекали гистология и эмбриология. В этом отношении я особенно многим обязан другому своему учителю В. Н. Львову. Это был крупный ученый, к сожалению, постоянно хворавший и рано скончавшийся от туберкулеза. Но он обучил меня микроскопической технике и точности в работе. Он же дал мне—совсем начинающему второкурснику, почти не знавшему немецкого языка, небольшую немецкую книжечку Вейсмана «О зачатковом пути». Я не только учился по ней новому для меня языку, но эта книжечка оставила во мне неизгладимое впечатление и на всю жизнь предохранила от заражения ламаркизмом.

По окончании университета я был оставлен «для подготовки к профессорскому званию». В то время эта подготовка, соответствовавшая нашей теперешней аспирантуре, носила почти исключительно литературный характер, по крайней мере по кафедре сравнительной анатомии. Надлежало в три года изучить десятки толстых томов на иностранных языках и подготовиться к шести магистерским экзаменам: по сравнительной анатомии, зоологии позвоночных, зоологии беспозвоночных, палеонтологии, ботанике и физиологии. Если два последних экзамена считались простыми и требовали знаний, мало отличавшихся по объему от университетского курса, то четыре других требовали очень серьезной подготовки—знакомства с научной литературой, а по специальным вопросам также самостоятельной критической обработки материала. Можно было спорить с экзаминатором, отстаивая свои точки зрения. Помню, я решился поспорить на экзамене с самым страшным экзаминатором, проф. А. П. Павловым, переделав по-своему предложен-



ную Циттелем классификацию палеозойских и мезозойских крокодилов.

Теперь магистерские экзамены отошли от нас в далекое прошлое. Их целью было дать будущему профессору углубленную подготовку к его будущим курсам, подготовку, основанную не на изучении учебников, а на самостоятельном знакомстве с первоисточниками. Правда, такая подготовка могла быть только специализированной: магистерский экзамен, к которому готовился я, подготовлял к будущей лекционной деятельности по сравнительной анатомии позвоночных: литературу по орнитологии или энтомологии, не говоря уже о ботанике или физиологии, я не имел возможности изучать сколько-нибудь детально, а понятие о биологии как о синтетической науке совершенно устранялось. Но, конечно, приобретаемые навыки по изучению источников могли быть использованы впоследствии и по другим направлениям. Я был очень благодарен проф. М. А. Мензбиру за то, что в качестве специального вопроса для экзамена по сравнительной анатомии, по которому литература должна была быть подобрана особенно тщательно, он мне дал цитологическую проблему клеточного деления: «Митоз и амитоз». После несколько наскучившей мне чисто сравнительно-анатомической и палеонтологической литературы это было для меня отдыхом. Подготовка по этой теме закрепила мои интересы к цитологии.

Конечно, и для того времени нельзя было считать нормальным, чтобы в программу подготовки к профессорскому званию совершенно не входила экспериментальная работа. Однако в мою программу последняя не входила, я сидел все время только за книгами, отрываясь лишь для внеплановых наблюдений летом в природе, а зимой для кое-каких эмбриологических и гистологических занятий с микроскопом.

## 3

По сдаче экзамена я получил заграничную командировку и уехал в Германию в Киль работать в лаборатории проф. В. Флемминга. Я выбрал эту лабораторию потому, что был хорошо знаком с цитологическими работами Флемминга, так много сделавшего по изучению митотического деления. Я ехал уже с готовой темой, которую наметил себе еще на 2-м курсе университета, когда, как сообщил выше, впервые познакомился с теориями Вейсмана. Моя тема была: «Зародышевый путь при развитии амфибий». Еще во время подготовки к экзамену я собрал большой зафиксированный материал для обработки этой темы и поставил даже некоторые кустарные эксперименты, которые, как мне казалось, позволяли думать, что под влиянием измененных условий у амфибий можно регулировать пол. Мне

хотелось увидеть, что будущие зачатковые клетки и здесь обособляются очень рано от клеток соматических и что они должны с самого начала чем-то очень резко отличаться от последних. Казалось очень легким овладеть превращением индиферентных бесполых личинок в мужские или женские особи по желанию экспериментатора.

Однако в 1897 году время для постановки таких проблем еще не созрело. Ведь только десять лет спустя возникло учение о половых хромосомах, а амфибии для открытия этих половых хромосом являются очень неблагодарным материалом, так как еще до сих пор у них половых различий в хромосомных комплексах с точностью не обнаружено. Вопроса же, чем существенно отличается зачатковая клетка от клеток соматических, мы до сих пор еще не разрешили. Во всяком случае лаборатория Флемминга была мало пригодным местом для постановки таких проблем. Сам Флемминг в это время почти не работал в лаборатории; повидимому, уже появились признаки тяжелой болезни, которая через несколько лет свела его в могилу. Он еще читал лекции по анатомии человека и увлекался своими коллекциями бабочек; но он очень мало интересовался моими препаратами, предоставив меня своему молодому ассистенту Ф. Мевесу. Последний был немного старше меня, и мы с ним очень подружились. Он был очень силен в микроскопической технике, уже напечатал к этому времени превосходные работы по сперматогенезу саламандры. Весьма тонкий наблюдатель, он специализировался на изучении таких внутриклеточных образований, которые лежат на границе видимости, в особенности центральных телец и позднее хондриосом. Благодаря искусной микроскопической технике ему удалось совершенно ясно видеть то, чего не видели другие микроскописты. Превосходные рисунки Мевеса настолько точны, что не вызывают до сих пор сомнений. Однако, будучи исключительно точным наблюдателем, Ф. Мевес был плохим теоретиком. Его попытки сделать общие теоретические выводы из своих наблюдений оказывались по большей части неудачными. Дело в том, что он был чистым морфологом от «человеческой анатомии», которую он преподавал в университете, проводя большую часть дня в секционном зале со студентами. Он не интересовался физиологией и совсем не знал физики и химии. Я помню, как он изумился, услыхав от меня, что существует абсолютный нуль и что температура минус 300° Ц не может быть достигнута. Он поверил этому только справившись у физиков. Даже литература по хромосомам его мало интересовала, и он безучастно относился к проблеме индивидуальности хромосом: мне приходилось сообщать ему новинки в этой области. Он с величайшей, по истине дружеской готовностью обучал меня всем приемам своей микроскопической техники; но ни



непрерывность пути зачатковых клеток, ни экспериментальная регуляция пола как проблемы его не интересовали.

Я уехал из Киля после полугодовой работы, овладев тончайшей микроскопической техникой, но разочарованный чисто морфологическим подходом к цитологии и своей темой. Я собрал очень большой фактический материал по развитию половых желез у амфибий, но мне казалось, что я не могу осветить этот материал с какой-либо общей биологической стороны. Через год по возвращении в Москву я сделал об этой работе доклад в Обществе испытателей природы, но печатать своей работы не стал, не желая ограничиваться описанием. Только теперь, через сорок лет, я вернулся к этой теме и вижу, что действительно интересные общебиологические проблемы в то время в связи с нею еще и не могли быть выставлены.

Из Киля я отправился на Неаполитанскую зоологическую станцию, где провел несколько месяцев. Надо было думать о диссертации, и я решил оставить на время свое увлечение цитологией и взять сравнительно-анатомическую тему, к которой я был хорошо подготовлен.

Из всех проблем, которыми увлекалась сравнительная анатомия XIX века, самой широкой и самой увлекательной мне казалась проблема происхождения головы позвоночных животных. Поставленная еще Вольфгангом Гёте, она привлекла к себе внимание таких корифеев сравнительно-анатомической науки, как Т. Гексли, К. Гегенбаур и А. Дорн. По истории развития этой проблемы в XIX веке можно восстановить постепенную смену методики сравнительно-анатомических исследований. Спор, возгоревшийся между консервативным анатомом К. Гегенбауром и эмбриологом А. Дорном с его остроумными и фантастическими гипотезами, был еще совсем свежим, когда я приступил к изучению развития головы миноги. На Неаполитанской станции, во главе которой стоял А. Дорн, отнеслись к моей работе с большим вниманием, и я без труда собрал превосходный эмбриологический материал. Обработку этого материала я закончил во время пребывания на зоологической станции в Роскове и в Виллафранке и затем напечатал на двух языках большую работу: «Развитие головы миноги—к вопросу о метамерии головы позвоночных». Этим завершается сравнительно-анатомический период моей научно-исследовательской деятельности.

А параллельно и в мировой науке значительно упал интерес к чисто сравнительно-анатомическим проблемам. Уже с самого начала XX века те институты и лаборатории, где еще совсем недавно процветали сравнительно-анатомические исследования, почти во всем мире, за немногими исключениями, перешли к разработке других отраслей биологии. Я уверен, что если бы я задал своему недавно скончавшемуся учителю в области сравнитель-

ной анатомии М. А. Мензбиру такой же вопрос о современном положении проблемы метамерии головы позвоночных, как о другой проблеме—происхождения парных конечностей, то вероятно получил бы от него тот же самый ответ: «Ничего существенного XX столетие не дало!»

Я не хотел бы быть неверно понятым; я вовсе не отрицаю огромных достижений сравнительной анатомии и эмбриологии в XIX столетии. Каждому современному биологу необходимо быть знакомым с этими достижениями так же, как с таблицей умножения. Но чистый сравнительный и описательный методы исчерпали свои возможности и свою проблематику. Только в соединении с экспериментальной методикой новых биологических дисциплин—в особенности физиологии развития и генетики—старая сравнительная анатомия и эмбриология могут возродиться как активные творческие науки.

Но пребывание за границей на трех приморских станциях дало мне не только законченную работу по сравнительной анатомии. В Москве до поездки я изучал, главным образом, позвоночных животных, и то лишь трупы их—скелеты и микроскопические препараты. Беспозвоночных я знал только по книгам и по тем немногим пресноводным формам, которых находил в воде при своих гидробиологических экскурсиях и которые я изучал по-любительски. Только на приморских станциях я познакомился как следует с величайшим разнообразием животного мира и освоился с возможностью изучать под микроскопом многочисленные живые организмы и живые клетки.

Но еще большое значение имела для меня моя первая двухлетняя командировка за границу в смысле знакомства с иностранными биологами и с новыми направлениями в биологической науке. Меньше всего мне дали старые представители той специальности, по которой я работал в это время—сравнительной анатомии и эмбриологии. А. Дорна не было на этот раз в Неаполе и лишь во время позднейших поездок мне пришлось познакомиться с ним, когда моя работа по развитию миноги была уже напечатана. При первой встрече он мне сказал: «Хотя мы с вами и резко разошлись в научных взглядах, но это не мешает нам оставаться добрыми друзьями». После его смерти его сын, Рейнгардт Дорн, нынешний директор Неаполитанской станции, предлагал мне обработать огромное количество препаратов—серии микроскопических разрезов через зародышей различных позвоночных, оставшиеся после отца; но к этому времени у меня возникли уже другие интересы.

Очень сухая беседа у меня была с мюнхенским эмбриологом «эксцеленц» фон Купфером, который, прочитав мое предварительное сообщение о развитии головы миноги, повидимому, очень обиделся на то, что наши наблюдения, сделанные на одном и том же объекте, расходятся. Сначала я предполагал последние два месяца перед возвращением в Москву поработать в Мюнхене в его лаборатории; но после этой аудиенции решил устроиться иначе и превратил в собственную лабораторию ту комнату, в которой поселился. У меня был свой микроскоп и свой микротом, я достал нужные реактивы, и моя маленькая лаборатория смогла даже конкурировать с университетскими лабораториями Мюнхена, так как ко мне приходили работать и резать на моем микротоме молодые немецкие зоологи. Я не имел никаких оснований жалеть, что не устроился у Купфера.



Из французских ученых старшего поколения я познакомился в Роскове с уже глубоким в то время стариком Лаказ-Дютье. Это был очень важный старец, постоянно носивший ленточку почетного легиона—даже на халате. Он мне дал, не в пример прочим иностранным гостям, торжественную аудиенцию; это объяснялось тем, что лишь незадолго до нашей встречи был заключен союз между французской республикой и царской Россией, а Лаказ-Дютье был большим патриотом. Он говорил много о политике, об организации основанных им биологических приморских станций, о своем отношении к французской—первой в мире!—и к международной литературе; но его собственных научных интересов и задач теоретической биологии разговор не касался.

Гораздо более интересным для меня и более активным современным биологом был Ив Делаж, второй директор зоологической станции в Роскове. Мне были известны его экспериментальные работы и хотелось поговорить с ним о науке, но так и не удалось. Во время моего пребывания он приезжал из Парижа только на короткое время и был занят больше как врач. Будучи хорошим хирургом, он обслуживал местное население, очень ценившее его как отзывчивого врача. И мне самому пришлось воспользоваться его хирургической помощью, когда на меня упала стеклянная дверца библиотечного шкафа и сильно порезала руку. Я до сих пор вспоминаю Ив Делажа, когда смотрю на сохранившийся шрам.

Вообще у меня составилось впечатление, что французские биологи очень не любят говорить о своих работах, и тем более о своих теоретических взглядах и научных замыслах. Молодой ассистент лаборатории д-р Робер всегда запирался в своей лабораторной комнате, и когда случалось все же приходить к нему, он торопливо закрывал чистой бумагой свои рисунки; он много лет работал над очень специальной монографией по развитию Trochus. Притом же большинство французов, с которыми мне приходилось сталкиваться, были ревностными католиками, и, конечно, для меня было мало интереса беседовать о научных вопросах с учеником знаменитого иезуитского цитолога Карнуа

д-ром Лебреном, который приехал работать на Неаполитанскую станцию и в то же время глубоко верил в демонстрировавшееся в неаполитанском соборе «чудо св. Януария».

Но в эти первые годы моих заграничных странствований у меня были и очень интересные встречи с биологами, одни из которых уже в то время были в расцвете своих творческих сил, а другие только начинали и лишь впоследствии стали известными учеными. В Неаполе я жил в одном пансионе с Г. Дришем и К. Гербстом, тогда неразлучными друзьями. Дриш только что опубликовал свои знаменитые эксперименты по развитию яиц морского ежа и по регенерации полипов, вместе с опытами Вильгельма Ру положившие начало механике развития. Еще в Москве я познакомился с его первой книгой, в которой он излагал начала своей виталистической теории. Конечно, для молодого ученого всегда интересно беседовать о науке с основоположниками новой биологической отрасли, а с Дришем особенно интересно было говорить потому, что можно было оспаривать его теоретические взгляды. Помню, как во время одной из наших прогулок в окрестностях Неаполя мы натолкнулись на богомола, ярким зеленым пятном выделявшегося на сером фоне дороги. Дриш, страстный противник Ч. Дарвина, стал издеваться над теорией мимикрии, столь ясно отвергаемой данным примером. «Но ведь за время эволюции богомола не было человека, который прокладывал бы дороги», заметил я, и мы оба посмеялись, хотя, конечно, мое возражение отнюдь не было решающим.

К. Гербст был более сдержанным и молчаливым человеком. Он менее интересовался философскими и общетеоретическими вопросами, но был превосходным и очень тщательным экспериментатором. Он приступал в то время к изучению влияния отдельных ионов морской воды на развитие яйца морского ежа и в разговоре постоянно критиковал работы Джека Лёба по искусственному партеногенезу. Подобно механике развития это была в то время совершенно новая научная область, позднее развившаяся в особую науку—приложение физической химии к биологии. Могу сказать, что я присутствовал при самом зарождении этой науки, в которой мне самому пришлось работать позднее. И здесь я черпал первые намеки для своих будущих планов из первоисточника, не только из печатных исследований, которых в то время было мало, а из личных бесед.

Одновременно со мной работал в Неаполе и американский цитолог Э. Вильсон. Незадолго до этого вышла в свет его книга: «Роль клетки в явлениях наследственности и изменчивости», переведенная и на русский язык. Когда мы сравниваем теперь первое издание с последующими изданиями этой ставшей классической книги, мы можем восстановить победоносное развитие экспериментальной цитологии за последние сорок лет. Ведь



в конце 90-х годов XIX века еще не был открыт менделизм, предположение о роли хромосом как носителей наследственных факторов было еще смелой гипотезой, почти не обоснованной фактически, о половых хромосомах и вообще об индивидуальности хромосом ничего не было известно. Книга Э. Вильсона, которой я зачитывался еще в Москве, была смелым пророчеством будущей генетической цитологии, и я не сомневаюсь, что этот превосходный ученый оказал большое влияние на работу своих сотрудников и учеников по Колумбийскому университету в тот период, когда через 10 лет после нашей встречи в Неаполе вырабатывалось стройное учение морганизма. Мне доставило очень большое удовольствие полученное несколько месяцев назад письмо Э. Вильсона, в котором знаменитый 80-летний ученый тепло вспоминает о наших совместных прогулках в окрестностях Неаполя сорок лет назад.

Вспоминаю также о встречах со своими сверстниками, начинающими иностранными учеными. Молодежь всегда охотно говорит о широких проблемах, о своих планах, еще не привыкла скрывать свои замыслы и свои дерзновения, еще не боится, как бы кто не перехватил приоритета. Особенно дружная молодая группа у нас составилась весною 1899 года в Виллафранке на русской зоологической станции. Приехали студенты из Гейдельбергской лаборатории О. Бючли и мюнхенские ученики Р. Гертвига. Среди них были Рихард Гольдшмидт и Макс Гартман, в настоящее время крупнейшие биологи Германии, и кое-кто из русских. К этой группе присоединился зам. директора станции М. М. Давыдов, который был вдвое старше нас, но замечательно молод душою. Мы работали вместе и вместе гуляли по чудесным холмам Ривьеры, ночами бродили с М. Гартманом по берегу моря, декламируя Фауста. Много говорили о науке и о своих планах. Хотя в это время у меня была почти окончена диссертация о голове миноги, сравнительная анатомия не играла никакой роли в этих планах. Мы хотели посвятить свою жизнь изучению организации клетки, сравнительной и экспериментальной цитологии. Нам казалось, что эта большая проблема может нас объединить, и мы распределяли между собой участие в ее разработке, рассчитывая каждый работать у себя на родине, а весной съезжаться около моря на станции, чтобы собирать материал. Я даже думал одно время навсегда остаться на Виллафранкской зоологической станции, чтобы не отрываться от моря. Наша тройка—Гольдшмидт, Гартман и я—осталась верной планам нашей молодости, хотя, конечно, впоследствии к проблеме организации клетки присоединили и другие не менее широкие биологические проблемы. Наши последующие встречи были более редкими, чем мы рассчитывали в молодости, но мы всегда встречаемся друзьями и в науке и в жизни.

## 4

Я вернулся в Москву в конце 1899 года и в следующем году был утвержден приват-доцентом Московского университета и начал свой первый курс по цитологии. Осенью 1901 года я защитил магистерскую диссертацию и с 1 января 1902 г. снова получил командировку за границу на два года. Я опять уехал к морю, в Виллафранку и Неаполь.

Для меня было ясно, что я буду работать по изучению организации клетки. Но я не скоро напал на тему, которая меня удовлетворяла. Сначала я занялся изучением железистых клеток в мантии крылоногих моллюсков. Я уже ранее обратил внимание на эти крупные клетки, самые крупные из всех клеток животных, которые я когда-либо видел: их можно рассмотреть без микроскопа! Я рассчитывал, что именно благодаря огромной величине они откроют мне такие структуры, которых нельзя подметить на клетках меньших размеров, но мои надежды не оправдались, может быть именно благодаря их крупным размерам. Живые клетки можно было рассматривать только при слабых увеличениях, приходилось, как и в моих прежних работах, изучать трупы клеток на фиксированных и окрашенных препаратах.

Я заготовил очень большой, прекрасно зафиксированный материал, применяя разнообразные окраски. Картины получались очень эффектные, ими восхищались крупнейшие биологи, которым я их показывал. Месяца два я работал в лаборатории Оскара Бючли в Гейдельберге. Этот умный и очень интересный биолог подолгу просиживал над моим микроскопом, стараясь на разрезах во всех частях моих огромных клеток найти ячеистые структуры. Но теория ячеистой структуры Бючли меня далеко не удовлетворяла. Мне казалось, что, чрезвычайно упрощая все огромное разнообразие протоплазматических структур, эта теория в сущности ничего не объясняет. Я очень ценил ежедневные беседы с О. Бючли, но не хотел итти по его указке. В Киле я показывал препараты своему другу Ф. Мевесу (В. Флемминг уже скончался); он тоже восхищался их красотой, советовал описать их. Но я вовсе не хотел только описывать, я хотел понять их организацию. Мне доставило большое удовольствие ввести в заблуждение Оскара Гертвига в Берлине: я показал ему тонкие разрезы этих клеток сразу при большом увеличении—в поле зрения помещалась только небольшая часть клеточного тела без ядра, и О. Гертвиг принял эту картину за какую-то сложную многоклеточную соединительную ткань.

В общем я нашел в железистых клетках много интересных внутриклеточных образований, протоплазматические балки,



железистые гранулы, очень сложную структуру выводного аппарата с ясно выраженными эластическими волокнами, своеобразную структуру ядра, межклеточные и внутриклеточные каналы, закрепленные волокнами; нашел также любопытную структуру мышечных клеток мантии. Но меня все это совсем не удовлетворяло. С клетками нельзя было ставить эксперименты, так как при тогдашних наших знаниях нельзя было сколько-нибудь долго наблюдать их живыми. А просто описывать структуры я не хотел; связать наблюдаемые факты в стройную картину функционирования организованной клеточной структуры можно было только при помощи беспочвенных гипотез, проверить которые я не был в состоянии. Я оставил дальнейшую разработку этой темы, и хотя у меня было уже заготовлено много рисунков, я сам ограничился лишь коротеньким описанием в одной из своих работ железистой и мускульной клеток Hyalea.

Спустя двадцать пять лет после того, как я собрал этот материал, я передал его вместе с препаратами своему ученику Г. О. Роскину, который и напечатал две больших работы, конечно, чисто описательного характера.

Может быть в настоящее время можно было бы пойти и несколько дальше вперед в понимании деятельности этих клеток; но для этого надо было бы, конечно, работать не на клеточных трупах, а экспериментировать с живыми клетками, т. е. непременно на берегу теплого моря.

Я снова вернулся на Неаполитанскую станцию и на этот раз с совершенно определенным планом: выбрать такой объект исследования, такие клетки, которые я мог бы наблюдать живыми и с которыми я мог бы экспериментировать. Эти клетки должны были быть не связанными в ткани, а свободными, чтобы можно было менять среду, в которой они находятся. Притом же они должны были быть разнообразными, и потому на эритроцитах позвоночных я останавливаться не хотел. Я выбрал спермии десятиногих раков, которые часто наблюдал во время работ на берегу моря.

До этого времени спермии ракообразных описывали, главным образом, мертвыми, на препаратах. Я, конечно, не мог пренебречь и таким методом, которым владел достаточно уверенно, и описание сперматогенеза мне представлялось необходимым. Но главное внимание я обратил на эксперименты с живыми спермиями.

Очень скоро выяснилось, что вести работу можно только, зная основные законы физической химии. Мои химические познания, вынесенные из университета, были очень скудны. Ведь о физической химии в то время в университетских курсах почти не упоминалось. Биологи, а в особенности зоологи и срав-

нительные анатомы того времени знали об этой науке только понаслышке. Я должен был познакомиться с проблемами плазмолиза, осмотического давления, ионизации солей в растворах непосредственно по классическим работам Пфефера и де Фриза и лишь позднее, когда я уже писал свою работу, в мои руки попали только что опубликованные книги Гебера и Гамбургера. Это был кропотливый путь овладения новой наукой, но зато путь верный. Многое мне самому приходилось сначала открывать в своих экспериментах, а затем уже отыскивать объяснение в оригинальных пионерских работах авторов-биологов. В начале работы я сам установил резкое различие между действием изомолекулярных растворов органических соединений (сахара), солей моновалентных и бивалентных катионов.

Познакомившись с работами де Фриза, предвосхитившего открытие Вант Гофом и Аррениусом основных законов физической химии, я долгое время работал с понятием «изосмотического коэфициента», и уже позднее перешел к понятию о диссоциации молекул на ионы. Я как бы сам повторно открывал в своих исследованиях эти уже давно открытые законы. Работа была чрезвычайно увлекательной. Коллоидальная химия в то время только зарождалась, и я изучил ее по недавно вышедшей работе Гарди. Когда мои исследования натолкнули меня на мысль, что своеобразная форма спермиев объясняется наличием твердых обручей, я вспомнил об опытах Плато, о которых на лекциях по физике нам рассказывал проф. А. Г. Столетов, и обратился к изучению оригинальных трудов Плато.

Эта последняя идея стала моей руководящей идеей в течение ряда последующих лет, когда я опубликовывал одну за другой три части моих «Исследований о форме клеток». Я очень увлекался тем, что уже не просто описываю или сравниваю, как делал в прежних работах, но объясняю, подвожу организацию клетки под общие физико-химические закономерности. Конечно, как всякий анализ, моя теория была во многих отношениях упрощением качественных особенностей живой клетки. Это упрощение было необходимым и неизбежным и столь же подвигало вперед теоретический анализ организации клетки, как, напр., открытие электрических явлений в нервах и мышцах. Было бы, конечно, ошибкой вывести из этого последнего открытия, что нервное раздражение передается по нерву, как электрический ток по проводнику. Но аналогичных выводов из своей теории я никогда не делал, и никому из моих читателей не может прийти в голову, что, строя модель эритроцита амфибий из твердого обруча и жидкой капельки, я хотя на одно мгновение допускал мысль, что эта искусственная модель может обладать каким-либо признаком жизни. Обвинение в подобном



грубом механизме я самым решительным образом отвергаю. Нельзя называть механизмом распространения законов физики на биологические явления.

Было бы, конечно, грубым упрощенством с моей стороны, если бы я кроме открытых мною физических закономерностей не видел в организации клетки ничего другого, но и такая мысль не может прийти в голову даже наименее внимательному из читателей моих «Исследований о форме клетки». Экспериментальный отдел своей основной работы я делю на три части: морфологическую, биофизическую и физиологическую. Правда, во второй главе я рассматривал спермии десятиногих раков исключительно с биофизической точки зрения, сознательно забывая, что перед нами сложнейшие организмы живых клеток; рассматривал их только как капли жидкости, которым твердые эластические нити придают определенную форму. Но уже в следующей главе я перешел к постановке «гораздо более широких задач физиологического исследования». Приступая к систематическому изучению подвижности спермиев Decapoda, я представлял себе каждое движение, как «акт раздражимости, который вызывается определенными раздражителями». Я ясно понимал, что несовершенство нашей физиологической методики еще не позволяет нам разложить эти сложные явления на более простые, не говоря уже о том, что их синтез, как синтез всех физиологических явлений, требует охвата всей биологической проблемы в целом, включая историческую точку зрения, без которой нельзя понять целесообразности ни одного физиологического процесса.

В связи с этим в первой части своих «Исследований о спермиях десятиногих раков» я уделил большое внимание сравнительной морфологии этих спермиев, применив при этом те же самые методы, какие применяются в сравнительной анатомии. Я составил даже генеалогическую таблицу различных групп, входящих в состав Decapoda, руководясь при этом исключительно морфологией спермиев. Эта генеалогия оказалась в общих чертах совпадающей с генеалогией десятиногих раков, устанавливаемой на основании обычных сравнительно-анатомических данных.

Есть один пункт в моих «Исследованиях о форме клеток», который, пожалуй, может быть превратно истолкован. Эксперименты по разбуханию головок спермиев приводят меня к заключению, что ядерное вещество находится здесь в жидком аггрегатном состоянии. У современных генетиков может возникнуть предположение, что я отрицаю существование на этой стадии в головке спермия индивидуальных хромосом. Однако в одном месте своей первой работы я определенно указываю, что для моей теории не имеет значения, признавать ли сол,

из которого состоит головка, «раствором или жидкостью со взвешенными частицами» (стр. 107). И когда далее я перехожу к хромосомам, то несмотря на невырешенность в то время вопроса о том, сохраняют ли они в покоящемся ядре свою индивидуальность, сам я высказываюсь за решение этого вопроса в положительном смысле. Ничто не препятствует предположению, что в разбухающей капле хроматина головок спермиев, которую я наблюдал в своих опытах, взвешены тончайшие неокрашивающиеся нити хромосом.

Не могу не вспомнить здесь тех условий, при которых я писал свою работу о спермиях Decapoda. Когда я закончил в Виллафранке свои наблюдения и приготовил последние рисунки, наступили исключительно жаркие дни. Невозможно было писать работу при таких условиях. Я забрал свои дневники и рисунки вместе с некоторыми книгами, поднялся высоко в горы—французские Альпы, и здесь в течение двух недель написал первую часть. Мне пришлось вернуться в Виллафранку на несколько дней за справками и отсюда я поехал в Италию к подножью Маттергорна, где на высоте 2 220 метров написал в две недели вторую часть, чередуя работу с длинными прогулками по альпийским лугам. Отсюда пешком перевалил через Маттериох, поднявшись по дороге на Брейтхорн, в Цермат и здесь написал в несколько дней третью часть. Заключение я писал уже в России на хуторе близ Диканьки в Полтавской губ. Может быть именно потому, что с этой работой у меня связано так много красивых воспоминаний, я считаю ее лучшей из всего, что мною написано.

## 5

Из второй своей заграничной командировки я вернулся в Москву в 1904 г. с готовой докторской диссертацией и с большим отчетом о преподавании зоологии в германских университетах, большинство из которых я посетил для этой цели. Отчет этот был напечатан в журнале министерства народного просвещения.

Однако защищать свою диссертацию я не стал. Она была принята физико-математическим факультетом Московского университета и назначена к защите в середине января 1906 года—через несколько дней после кровавого подавления декабрьской революции. Я отказался защищать диссертацию в такие дни при закрытых дверях—студенты бастовали—и решил, что не нуждаюсь в докторской степени. Позднее своими выступлениями во время революционных месяцев я совсем расстроил отношения с официальной профессурой, и мысль о защите диссертации уже не приходила мне в голову.



По возвращении из-за границы я усиленно занялся своими лекциями в университете и на Высших женских курсах. Первое время они мне давались совсем не легко, и я должен был тратить много времени на подготовку к каждой лекции. С особым вниманием я относился к выработке вводного курса общей биологии, цитологическую часть которого я развил в связи со своими новыми взглядами на организацию клетки. Этот курс я читал в течение 25 лет, стараясь ежегодно подновлять его последними достижениями биологической науки. Я никогда не издавал своих лекций, но в течение четверти века этот курс прослушали многие тысячи студентов, и я думаю, что у многих из них еще сохранились записки моих лекций. Немало труда и времени у меня отняла также постановка большого зоологического практикума, рассчитанного на два года при ежедневных занятиях. Такого типа практикум по зоологии в московских высших учебных заведениях ставился впервые.

Так как я мог предложить студентам лишь иностранные пособия к этому курсу, я требовал от них знания новых языков.

Преподавательская работа занимала все учебное время, и только на каникулах—зимних и летних—я мог заниматься исследованиями. После кровавых событий в Москве в декабре 1905 года высшие школы были закрыты на весь семестр, и я уехал в Севастополь на зоологическую станцию, где продолжал уже ранее начатую мною работу по изучению скелетных волокон, определяющих форму головки сперматозоидов у различных животных. Я пересмотрел огромное количество видов—все, что только мог найти на суше, в пресной воде и в море. Не довольствуясь фауной Черного моря, я снова поехал летом 1907 года в Неаполь, где и закончил вторую часть своих «Исследований о форме клетки». Приготовленных рисунков у меня хватило бы, конечно, на гораздо большее число таблиц, но я стремился быть скупым и в тексте и в рисунках, стараясь избегать простых описаний, и выкидывал то, что не казалось мне доказательством моей основной идеи.

Я выбрал темой этой работы изучение формы неподвижных головок сперматозоидов именно потому, что они неподвижны: открытым мною волокнам нельзя было приписать никакой иной функции кроме формоопределяющей. Но я уже давно стремился изучать механизм скелета у подвижных клеток и подвижных частей. Я искал среди просмотренных мною сперматозоидов такого объекта, который был бы удобен для изучения механизма, переводящего неупорядоченное «амебообразное» движение протоплазмы в сложное упорядоченное движение хвостовой нити, но сократимые волокна хвоста оказывались слишком тонкими для моих экспериментов. Уже в заключении к первой части своих «Исследований о форме клеток» я анали-

зировал структуру сократимого стебелька сувойки по описанию Энца-Геза старшего, причем данные последнего мне казались не вполне убедительными. Пресноводные сувойки не годились для опытов с понижением осмотического давления и с действием измененного ионного состава, и поэтому я решил остановиться на морских сувойках, зоотамниях. В декабре 1910 года я проехал для работы с ним на месяц в Неаполь, а лето того же года провел в Виллафранке.

На этот раз я не ограничил своего исследования изучением статики клеточного механизма, но поставил также проблему динамики сократимости. К этому времени приложение физической химии к биологии сделало уже большие успехи. Новейшие достижения коллоидальной и физической химии сделались гораздо более доступными для биолога. Можно было говорить уже о возникновении новой отрасли науки—физико-химической биологии, которая у нас в России еще не находила приверженцев, за исключением некоторых физиков (П. П. Лазарев), придававших своим исследованиям слишком отвлеченную математическую форму.

В третьей части своих «Исследований о форме клетки» я опубликовал результаты своих опытов с Zoothamnium alternans и показал, что сократимый стебелек этой сувойки реагирует с очень большой точностью, допускающей количественное определение, на изменения в составе ионов искусственной морской воды. Мне казалось, что я сделал весьма вероятным участие ионов Ca в сократимости стебелька и ионов Mg—в биении ресниц. Мне доставила большое удовольствие возможность при помощи моего объекта произвести анализ различных сортов употребляемой в пищу поваренной соли на наличие примеси кальция и магния в $NaCl$.

В следующем году я снова побывал два раза за границей—во время зимних каникул в Виллафранке, а летом в Неаполе. Здесь я закончил работу «Биологический ряд катионов», заменив широко распространенное среди биологов того времени, начиная с Джека Лёба, учение об антагонизме между моно- и бивалентными катионами другим более современным в физической химии взглядом о ряде катионов с постепенно возрастающими аддитивными особенностями. Я мог также убедиться на своих опытах в значительном влиянии температуры и установить температурный коэфициент наблюдаемых мною реакций.

Не могу не сообщить здесь об одном странном эпизоде во время моей последней поездки в Неаполь. Обычно я ездил на короткое время за границу в отпуск за свой счет; эти поездки были в то время так дешевы и удобны, что каждый профессор мог позволить себе эту маленькую роскошь. Но



для поездки на Неаполитанскую станцию приходилось брать через университет командировку от Министерства народного просвещения, в распоряжении которого находились арендуемые на этой станции рабочие столы. В феврале 1911 года я вместе с 60 профессорами и доцентами подал в отставку из приват-доцентуры в связи с разгромом, произведенным министром Кассо. Я сохранил профессуру в университете Шанявского, находившемся в ведении городского управления, и на Высших женских курсах, содержавшихся на студенческие взносы. Через Совет курсов я подал просьбу о разрешении мне воспользоваться рабочим столом в Неаполе и спокойно отправился туда и проработал месяц, сообщив директору станции Р. Дорну о возбужденном мною ходатайстве. Он успокоил меня, что разрешение по обычаю придет, вероятно, уже после моего отъезда. Я действительно через месяц переехал в Виллафранку и уже там получил извещение из Министерства о том, что в рабочем месте на станции мне за дурное поведение отказано. Когда я, сконфуженный, известил об этом Р. Дорна, я получил от него милое письмо, в котором он предлагал мне в любое время приезжать на Неаполитанскую станцию, не испрашивая разрешения от министерства.

Я счел нужным отметить здесь чрезвычайно внимательное отношение к научным работникам со стороны дирекции Неаполитанской станции. Из моего очерка видно, какую огромную роль эта станция сыграла во всей моей научной деятельности. Здесь я собирал материал, здесь я работал наиболее интенсивно, в превосходной обстановке, окруженный по большей части интересными биологами, общение с которыми много содействовало моему научному развитию.

## 6

Я не могу пожаловаться на недостаток внимания к моей работе и к моей основной идее об определении формы клетки скелетными образованиями со стороны иностранных ученых. Русские же цитологи обходили мои работы молчанием, если не считать некоторых моих учеников. Интерес к физической химии у русских цитологов возник значительно позднее и, смею думать, не без некоторого влияния моих работ[1], хотя открыто и не признаваемого.

Из иностранных цитологов первым отозвался Ф. Мевес. В своем первом предварительном сообщении, ссылаясь на прежнюю работу Мевеса о структуре эритроцитов амфибий, я пока-

[1] Так, Д. Л. Рубинштейн сообщил мне об этом влиянии, когда передавал мне авторский экземпляр первого издания своей книги «Введение в физико-химическую биологию».

зал, что форма их легко объяснима, если мы примем за твердый скелет описанные Мевесом краевые обручи. Ф. Мевес немедленно пересмотрел свой материал и, применив предложенные мною методы, доказал, что мое предположение вполне правильно.

Я слышал, что когда была опубликована моя работа о спермиях десятиногих раков, моя теория клеточной формы подробно разбиралась в зоологических институтах нескольких заграничных университетов, в особенности в Мюнхене в лаборатории Р. Гертвига и в Гейдельберге у О. Бючли. Рихард Гольдшмидт в большой монографии применил мою теорию, которую он назвал кольцовским принципом, к объяснению формы нервных и мускульных клеток у аскариды. Сотрудники Гейдельбергского зоологического института (проф. Шуберт, д-р Гамбургер, д-р Цюльцер) применяли этот принцип для объяснения формы некоторых простейших, жгутов и ресниц. Шотландский ученый Дарси Томпсон отвел ему несколько страниц в своей книге «Форма и рост» и недавно, поздравляя меня с избранием в почетные члены шотландского Royal Society, выражал сожаление, что не мог в этой книге полностью использовать мою теорию. Американские ученые, слушавшие курс цитологии Э. Вильсона, рассказывали мне, что он всегда демонстрировал на своих лекциях таблицы из моих работ. Наконец, Макс Гартман в первом томе своей «Общей биологии» построил целых две главы на основе моей теории.

Были, конечно, и критики. Из серьезных мне известна только одна со стороны одного из известнейших немецких физиологов проф. А. Бете, опубликованная специальной статьей в 1911 г. в Anatomischer Anzeiger. Я не мог оставить эту критику без возражения и опубликовал в том же журнале свою ответную статью, помещенную в настоящем сборнике. Я был очень доволен представлявшейся мне возможностью разъяснить детальнее некоторые пункты своей теории и сообщить некоторые новые подкрепляющие ее и установленные мною факты, как напр. о структуре мерцательных ресниц. Приводимый мной в этой статье для иллюстрации рисунок вошел во многие иностранные учебники. Я придавал также особенное значение своим замечаниям по поводу скелетного значения нервных фибриллей. Нервные пути, которые в течение десятков лет связывают пункты восприятия определенных раздражений с теми или иными, но также вполне определенными эффекторными органами, должны быть твердыми и прочными. Мне кажется и в своем первоначальном изложении и особенно в ответе А. Бете я изложил эту мысль достаточно ясно; но тем не менее многие цитологи и физиологи не поняли этой мысли, смешав ее в значительной степени со взглядами Р. Гольдшмидта, который



фибриллям нервных клеток аскариды приписывал только опорную функцию, не связанную непосредственно с проведением нервного возбуждения. К этой теме я вернулся еще раз через 15 лет в своей речи на съезде зоологов, гистологов и анатомов в Ленинграде, также напечатанной в настоящем сборнике. Я убежден, что когда-нибудь мое толкование нервных фибриллей, как твердых скелетных образований, определяющих направление нервного тока, хотя возможно и не проводящих его непосредственно, получит широкое признание.

## 7

После 1912 г. мне пришлось усиленно заниматься в Москве уже не только преподавательской, но организационной работой. Я получил возможность создать в университете Шанявского хорошую исследовательскую лабораторию, в которой начали работать мои ученики—кончающие или только что кончившие студенты. Среди них было несколько талантливых и упорных в своем увлечении наукой, и в дальнейшем многие из них выдвинулись как крупные научные работники: М. М. Завадовский, А. С. Серебровский, С. Н. Скадовский, Г. В. Эпштейн, Г. И. Роскин, П. И. Живаго, И. Г. Коган, В. Г. Савич, В. В. Ефимов и др. Некоторые из них стали работать в области цитологии и протистологии с применением методов физической химии; удалось выписать из-за границы физико-химическую аппаратуру, и биологическая лаборатория университета Шанявского была первой в России хорошо оборудованной в этом отношении: мы первые стали применять в биологии методику определения Н-ионов по электрометрическому методу. Особенно развилось внедрение этого метода в гидробиологию, в учение о связи жизни пресноводных организмов с внешней средой.

Я однако вовсе не имел в виду ограничить тематику своей лаборатории исключительно проблемами организации клетки и физико-химического анализа жизненных явлений. К этому времени в мировой науке стало развиваться учение о гормонах, и когда были опубликованы первые работы о влиянии щитовидной железы на метаморфоз амфибий, я предложил нескольким ученикам заняться гормональными регуляциями в особенности щитовидной и половой железами. Для некоторых из моих учеников гормональная тема осталась на всю жизнь определяющей их научно-исследовательскую деятельность.

Империалистическая война разбросала большинство молодых сотрудников по фронтам, но исследовательская работа в лаборатории все же не прекращалась. В 1916 году мне пришлось взяться за организацию нового уже чисто исследовательского научного учреждения: Института экспериментальной биологии

О-ва Московского научного института. Для русских условий это было совершенно новое дело, так как тогда во всей России не было ни одной научно-исследовательской биологической лаборатории, не связанной самым тесным образом с преподаванием в университете (если не считать Зоологического музея и маленькой особой зоологической лаборатории Академии наук). Приходилось пропагандировать идею создания такого учреждения в публичных выступлениях и в печати, тем более что и в Западной Европе примеров было очень мало.

Ко времени своего открытия в середине 1917 года Институт экспериментальной биологии был очень скромным учреждением по сравнению с масштабами современных научно-исследовательских институтов. Мне было предоставлено только три, правда, обширных и прекрасно обставленных лабораторной мебелью зала. Но были хорошие просторные виварии. Оплачиваемых штатных научных сотрудников было тоже только три, зато много сверхштатных, не получавших никакой зарплаты.

Планируя работу нового Института, я стремился на первый план поставить такие научные исследования, для постановки которых трудность и даже невозможность получения специального оборудования из-за границы во время империалистической войны и блокады не служила бы препятствием. В связи с этим соображением я обратил особое внимание на развитие русской, а впоследствии советской генетики.

Генетика в течение длинного ряда лет со времени своего рождения в 1900 г. не пользовалась у нас признанием. Выдающиеся биологи-эволюционисты встретили ее очень недоброжелательно. Ни в одной высшей школе не читалось курса общей генетики. Если в области растениеводства на селекционных станциях нельзя было избежать применения менделевских методов, то все наше животноводство еще было пропитано отжившими ламаркистскими взглядами. Морганизм в течение целого десятилетия после своего зарождения почти совершенно не был у нас известен. Учение о связи между хромосомами и наследственностью многими из наших биологов встречалось в штыки. Поэтому я решил избрать генетику, как общую, так и прикладную, боевой проблемой молодого Института экспериментальной биологии, не забывая, конечно, и других, в особенности молодых отраслей биологии.

Первые годы развития Института были трудны, главным образом из-за отсутствия связи с мировой наукой. Но мы научились использовать на 100% каждую попадавшую к нам случайно иностранную научную книгу, каждый отдельный оттиск экспериментальной работы, оживленно обсуждая их совместно. Некоторые из книг, попадавших к нам в единствен-



ном экземпляре, мы переводили на русский язык, и впоследствии они были изданы Госиздатом.

Огромное значение для развития Института экспериментальной биологии имело включение его в систему научно-исследовательских учреждений Наркомздрава 1 января 1920 г. Ряд сотрудников, занимавшихся в Институте добровольцами, были включены в штаты.

Только тогда появилась возможность организовать при Институте отделы по главным отраслям экспериментальной биологии: генетике, цитологии, эндокринологии, физико-химической биологии, гидробиологии, механике развития и зоопсихологии. В Москве нехватало места для работы, мы перекинули часть работников в окрестности на гидробиологическую и генетическую станции, организованные при Институте. С целью приблизить генетику к запросам практической жизни я связал работу Генетической станции с Отделом животноводства Наркомзема РСФСР и с Комиссией Академии наук по изучению производительных сил СССР.

Внедрение основных знаний генетики в широкие круги животноводов-практиков и врачей было одной из самых существенных задач Института. Я выступал на всех совещаниях, съездах и на многих курсах врачей и животноводов с пропагандой генетических методов; часто выступал в общей и сельскохозяйственной прессе. На станции по генетике сельскохозяйственных животных проходили свою генетическую подготовку многие животноводы

Естественно, что за этот период мои работы были оторваны от той основной проблемы «организации клетки», которой посвящена настоящая книга. Лишь после того, как бурный период пропаганды прикладной генетики и организации генетических исследований прошел, я мог снова вернуться к своей теоретической теме. За последние годы в области экспериментального цитологического анализа я провел две работы, печатаемые в настоящей книге. Я изучал движения хроматофоров различных животных: головоногих моллюсков, костистых рыб и амфибий, причем для материала по морским формам мне опять пришлось воспользоваться любезностью Неаполитанской зоологической станции в 1924 и 1927 гг. Я опубликовал только предварительное сообщение по этой работе—свой доклад, прочтенный в 1930 году в Сорбонне по приглашению французских ученых. Но так как для этого исследования мною приготовлено около 3 000 микрофотографий и около 100 графических кривых, я надеюсь опубликовать его и в полном виде, как четвертую часть своих «Исследований о форме клеток».

Моя вторая экспериментальная цитологическая работа последнего времени посвящена вопросу об искусственном партено-

генезе шелковичного червя. Я попытался вызвать побуждение неоплодотворенного яйца к партеногенетическому развитию действием самых разнообразных физических и химических раздражителей, полагая, что единственным ответом яйца на всякое раздражение должно явиться выделение направительного тельца или дробление. Морфологическое изучение этих процессов на полученном мною экспериментальном материале я передал своей давнишней сотруднице С. Л. Фроловой, которая и опубликовала тщательное исследование[1], подтвердившее мои предположения. Другой мой сотрудник Б. Л. Астауров продолжил мои эксперименты в Ташкентском шелководном институте и, уточнив мою методику воздействия на неоплодотворенные яйца повышенной температурой, получил многие десятки тысяч партеногенетических червей и бабочек. Этот метод должен без сомнения получить и практическое применение в шелководном хозяйстве.

Эксперименты с яйцом шелковичного червя показали мне, что яйцевая оболочка у насекомых чрезвычайно резистентна по отношению к концентрированным растворам сильнейших клеточных ядов (иод, сулема, марганцовокислый калий и пр.). Эти сильные яды являются лишь раздражителями для яйца и побуждают его ядро к единственно возможной для него реакции—дроблению. Исходя из этих фактов, я предложил своему сотруднику В. В. Сахарову использовать такую же методику для получения мутаций у дрозофилы. Опыты В. В. Сахарова[2] увенчались успехом, и под действием крепких растворов иода на оплодотворенные яйца дрозофилы он действительно получил значительное число видимых и летальных мутаций. Ряд подобных же тем с действием других исследованных мною крепких растворов сильно ядовитых веществ он предложил своим ученикам, и некоторые из проведенных ими работ также подтвердили, что химические вещества могут быть признаны факторами, вызывающими появление мутаций.

8

Экспериментальные работы всегда носят несколько суженный специальный характер. В области биологии они всегда посвящены анализу той или иной группы явлений и устанавливаемые ими закономерности всегда в большей или меньшей степени упрощают огромную сложность и разносторонность жизни.

---

[1] С. Л. Фролова, Цитология искусственного партеногенеза тутового шелкопряда, Биол. журнал, том IV, вып. 2, 1935.

[2] В. В. Сахаров, Иод как химический фактор, действующий на мутационный процесс у Drosophila melanogaster, Биол. журнал, том IV, вып. 2, 1935.



Многие биологи принципиально не желают выходить за пределы своей узкой специальности и ограничивают литературную работу изложением результатов своих экспериментов, следуя заветам Ньютона, который, хотя и не совсем справедливо, утверждал, что он «не выдумывает гипотез». Я не принадлежу к такой группе биологов, так как наряду с анализом меня всегда интересовал и синтез. Но я всегда ясно сознавал, что всякий синтез сопряжен с гипотезами, а потому неизбежно является дискуссионным. И если я все же решаюсь во втором отделе настоящего сборника собрать ряд напечатанных мною за последние 20 лет статей более общего теоретического характера, то я заранее знаю, что многое в этих статьях покажется спорным и впоследствии будет отвергнуто. Но многое, вероятно, все же окажется ценным, возбудит ряд мыслей у молодого поколения советских биологов и может быть побудит их к постановке новых экспериментов. Основной моей задачей во всех этих теоретических статьях являлось стремление связать между собой научные достижения различных областей биологии с достижениями в других областях естествознания—с химией, физикой, кристаллографией. При современной специализации наук о природе невозможно одному ученому глубоко охватить знания во всех этих науках. Но отсюда по-моему никак не следует делать вывода, что каждый натуралист, специализирующийся в какой-нибудь области, обязан отмежеваться от соседних областей, знания в которых у него не могут быть столь же глубокими, как у соответствующих специалистов. Я предпочитаю лучше заслужить упрек в диллетантском отношении к соседним научным областям, чем вовсе от них отмежеваться, так как в течение всей своей научной деятельности был глубоко убежден, что именно работа в промежуточных областях может обогатить нас наиболее плодотворными общими идеями. В своих экспериментальных работах и теоретических статьях я высказываю мысли о том, что в основе морфологии клетки лежат физико-химические закономерности; что раздражимость эффекторных органов является результатом нарушения равновесия катионов на клеточной поверхности; что все наследственные особенности организма заключены в структуре хромосомных молекул; что в развитии организма из яйца лежит постепенное осложнение единого силового поля путем возникновения новых и новых разниц потенциалов. Критик, который выхватит из моих работ и статей эти отдельные мысли, может, конечно, обвинять меня в механистическом упрощенстве. На самом деле я и здесь, как всюду, лишь распространяю на биологические явления те физико-химические закономерности, которые общи всем явлениям природы. И если такой критик вместо того, чтобы выхватывать отдельные мысли и фразы из моих статей, пожелает понять,

как я связываю их, синтезируя понятие о жизни, то он должен будет убедиться в том, что я далек от упрощенства.

В области собственно биологических наук я стремлюсь объединить между собой те основные ветви современных научных течений, которые за последнее время слишком далеко разошлись друг от друга: морфологию и физиологию, генетику и механику развития, цитологию и биохимию. Как бы ни удобна была узкая специализация в периоды, когда требуется прежде всего накопление фактов, но, конечно, должны быть положены пределы отмежевыванию друг от друга отдельных отраслей единого учения о жизни. Издавая настоящую книгу, я далек от мысли считать свои представления о жизни окончательно сложившимися. Мы живем в период бурного развития всех наук о природе: и физических, и химических, и биологических. Каждый год приносит человечеству победы на том или ином из научных фронтов, и в целом ряде случаев мы уже не удовлетворяемся тем, что познаем природу, а стремимся ее перестраивать по собственному плану.

Организация клетки—проблема чисто теоретическая, познавательная. Но в некоторых из своих статей я привожу примеры того, как в связи с углублением наших знаний в области этой проблемы создаются возможности для творческой перестройки природы. Уже и теперь человечество многим обязано развитию углубленных представлений по организации клетки, хотя самое представление о клетке в своей первоначальной очень примитивной форме сложилось лишь сто лет тому назад[1].

Успехи медицинских наук и сельского хозяйства самым тесным образом связаны с дальнейшим развитием наших представлений по организации клетки. И я нисколько не сомневаюсь, что в течение ближайших десятилетий развитие этой проблемы сыграет огромную роль в жизни человечества.

[1] Столетний юбилей клеточной теории будет праздноваться в 1938 году, но экспериментальная часть работ Шванна была закончена, конечно, ранее.

## ОТДЕЛ ПЕРВЫЙ

# ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ РАБОТЫ

# I. О ФОРМООПРЕДЕЛЯЮЩИХ ЭЛАСТИЧЕСКИХ ОБРАЗОВАНИЯХ В КЛЕТКАХ[1]

Как известно, имеется много шарообразных клеток и еще большее число таких клеток, которые при освобождении из ткани становятся шарообразными; точно так же и различные заключенные в клетках вакуоли и гранулы обычно бывают шарообразными. Что живые клетки так же, как их вакуоли и т. п., так часто принимают шарообразную форму, вытекает из той же причины, которая придает форму шара каплям любой жидкости, если только на них не действуют какие-либо определенно локализированные силы. При легкой подвижности частиц жидкости форма шара соответствует состоянию равновесия, и в этом мы видим лучшее доказательство того, что агрегатное состояние протоплазмы является преимущественно жидким. В каждом пункте поверхности шарообразной клетки действуют три постоянных для всей клетки силы, причем внутренний тургор клетки (т. е. осмотическое давление +«давление набухания»)[2] уравновешивается осмотическим давлением наружной среды и центральным давлением поверхностного натяжения.

Однако немало также и таких клеток, которые в свободном состоянии принимают не шарообразную, а некоторую иную постоянную форму. Сюда принадлежат прежде всего растительные клетки с их целлюлезной оболочкой, многочисленные одноклеточные организмы, далее красные кровяные тельца, мерцательные и мускульные клетки и наконец спермии. В этих случаях мы, конечно, не можем приписывать всей клетке жидкое агрегатное состояние. Здесь должны быть налицо по крайней мере некоторые твердые элементы, эластичность которых нарушает шарообразное состояние равновесия, к которому стремится жидкое вещество клетки. В особенности среди спермиев мы

---

[1] Напечатано на немецком языке в Biologisches Zentralblatt, Bd. 20, 1/X 1903, стр. 680—696, с 12 рис. в тексте.

[2] Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen, p. 294, 1890.

часто встречаем клетки весьма сложной формы, и в дальнейшем я постараюсь показать, что причиной этой их своеобразной внешней формы является наличие различных эластических образований и что наружная форма клетки тем более отступает от шарообразной, чем более мощными являются эти образования по сравнению с клеточным тургором.

* * *

Среди спермиев животных особенной сложностью внешней формы отличаются спермии десятиногих раков (Decapoda). Рассмотрим прежде всего строение спермия одного из представителей крабов Inachus scorpio (рис. 1—8); мы различаем здесь, как у большинства Decapoda, три главных отдела[1].

Рис. 1.

1. Окруженная лучами головка или ядро спермия (*K*) снабжена двумя кольцами отростков, проксимальным (*Kf. p*) и дистальным (*Kf. d*); 4—9 лучей последнего кольца значительно крупнее проксимальных лучей.

2. Хитиновая капсула (*S*), заключающая в себе дистальное центральное тельце (*Ck. d*), по терминологии Валдейера[2] должна быть признана гомологом хвоста сперматозоидов жгутикового типа.

3. Между ядром и хитиновой капсулой лежит в виде тонкой пластинки митохондральное тело или «шейка» (*H*), заключающая в себе проксимальное центральное тельце (*Ck. p*). Как явствует из спермиогенеза, а также из ряда фактов, которые будут описаны ниже, все эти три части спермия одеты тончайшей плазматической перепонкой.

В общем внешнюю форму спермия Inachus можно сравнить с несколько сплюснутым шаром, от которого отходят неподвижные лучистые отростки. Такую лучистую форму спермии обнаруживают при рассмотрении как в кровяной плазме животного, так и в морской воде или в 5% растворе $KNO_3$ (все эти

[1] В другом месте я подробнее рассмотрю морфологию спермиев десятиногих раков. Здесь для сравнения я укажу только на рис. 9 настоящей статьи. Рисунок изображает спермий Galathea squamifera, в котором наиболее ясно различимы три главных отдела.

[2] Waldeyer, Die Geschlechtszellen, Handbuch der Entwickelungslehre von O. Hertwig, Jena, 1901.



три жидкости изосмотичны между собою)[1]. Но если изменять осмотическое давление наружной среды, то и форма спермия изменяется. Пропуская под покровное стекло смесь морской и пресной воды, мы замечаем, что головные отростки втягиваются, а когда мы заменяем эту смесь чистой морской водой, отростки снова вытягиваются. Таким образом, несмотря на эти временные изменения, форма клетки сохраняется, как это мы знаем по отношению к эластическим образованиям.

Чтобы установить связь между осмотическим давлением и наружной формой спермия, я поставил ряд точных экспериментов. Я вынимал из receptaculum seminis самки зрелые спермии, оставляя их лежать около 5 минут в соответствующем растворе, и рассматривал при сильном увеличении (ап. имм. Цейсса 2 мм, ок. 6 или 18). В нашем случае осмотическое давление действует необычайно быстро в особенности по сравнению с плазмолизом большинства растительных клеток, для которого, как известно, требуется несколько часов. Причина этого различия лежит, повидимому, в том, что спермии лишены целлюлезной оболочки, задерживающей диффузию растворов. Уже через 3—5 минут мы видим обычно все спермии измененными в одинаковой степени, и в течение многих часов иногда даже при суточном воздействии того же раствора они более не изменяются.

Прежде всего я исследовал действие различных растворов калийной селитры, обычно употребляемой в исследованиях осмотических явлений. На помещенных ниже рисунках (рис. 2—8) изображены семь типичных форм, которые принимают спермии Inachus scorpio в 10, 5, 3, 1,5, 1,25 и 1% растворах $KNO_3$. Как видно, спермий по мере последовательного понижения концентрации изменяется в трех различных направлениях: 1) отростки постепенно укорачиваются и в 1% растворе бесследно исчезают; 2) спермий приближается все более и более к шаровидной форме, которой и достигает в 1% растворе; 3) объем клетки непрерывно увеличивается, что в особенности явствует при сравнении в боковом положении.

Две из изображенных семи стадий особенно характерны, а именно действие 2 и 1% растворов. В последнем случае спермий становится вполне шарообразным; в 2% растворе выступают в последний раз (или впервые, если мы начинаем опыт с более разведенных растворов) короткие, но все же вполне отчетливые отростки. Эти две стадии наиболее ценны для срав-

[1] Осмотическое давление морской воды в аквариумах неаполитанской зоологической станции я мог точнее установить при помощи описываемого ниже плазмолитического метода; я находил ее по большей части изосмотичной 5,5% раствору $KNO_3$, но эта величина подлежит, конечно, некоторым колебаниям в зависимости от испарения.

нительных осмотических исследований. Кроме калийной селитры я употреблял растворы различных других веществ; как и следовало ожидать, изосмотические растворы оказывали одно и то же действие. Результаты этих опытов я соединяю в нижеследующей таблице; два вертикальных столбца цифр обозначают концентрацию растворов, которые изосмотичны с 1% соотв. 2% растворами $KNO_3$ и вместе с тем оказывают одно и то же действие на спермии Inachus scorpio. Так как при этих исследованиях нельзя добиваться абсолютной точности, числа закруглены до 0,1%[1].

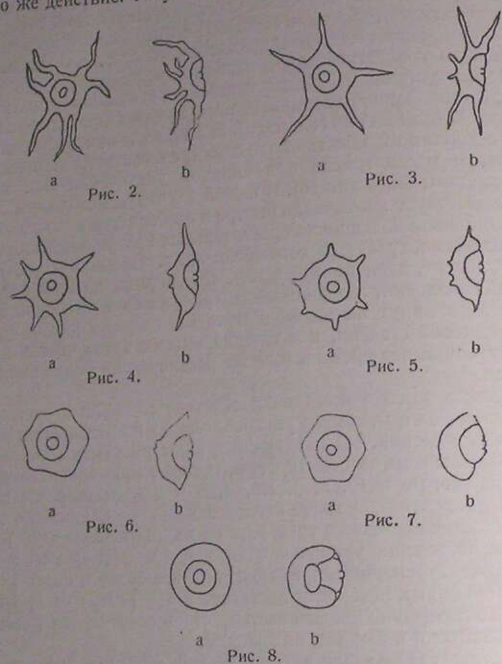


Рис. 2. Рис. 3. Рис. 4. Рис. 5. Рис. 6. Рис. 7. Рис. 8.

[1] Сопоставление изосмотических растворов этих веществ см. у де Фриза (de Vries, Jahrb. wiss. Botanik, Bd. 14, p. 536, 1884).



| | Концентрации растворов (в %), в которых спермии Inachus scorpio принимают форму | |
|---|---|---|
| | рис. 8 | рис. 5 |
| Хлористый натрий . . . | 0,6 | 1,2 |
| Азотнокислый натрий . | 0,85 | 1,7 |
| Азотнокислый калий . | 1 | 2 |
| Сернокислый аммоний . | 1 | 2 |
| Глицерин . . . . . . . | 1,4 | 2,8 |
| Щавелевокислый калий | 1,4 | 2,8 |
| Лимоннокислый калий . | 1,8 | 3,7 |
| Щавелевая кислота . . | 1,9 | 3,8 |
| Виннокаменная кислота | 2,2 | 4,5 |
| Лимонная кислота . . . | 3,1 | 6,2 |
| Сернокислый магний (крист.) . . . . . . | 3,7 | 7,4 |
| Тростниковый сахар . . | 5 | 10 |

Если после первой серии опытов (с $KNO_3$) еще могло оставаться сомнение, не имеем ли мы может быть здесь какой-нибудь химической реакции или явления раздражимости, то последующие серии опытов, как мне кажется, устраняют всякое сомнение. Я преднамеренно описал действие столь различных химических веществ, как, с одной стороны, различные соли и кислоты, а с другой—глицерин и тростниковый сахар. Можно убедиться, что между этими различными веществами встречаются вещества с различными «изотоническими коэфициентами» 2, 3, 4 и 5 (т. е. с различным числом ионов на молекулу). Поэтому мне кажется доказанным, что мы имеем здесь дело с настоящим осмотическим процессом. Я обозначаю этот процесс термином «плазмолиз», хотя никакого отслоения плазматического тела от клеточной оболочки здесь не происходит. Ведь и при плазмолизе растительных клеток самое важное—изменение объема и формы плазматического тела в результате проникновения воды через плазматическую оболочку, которая оказывается вполне или отчасти непроницаемой для солей и других веществ. В нашем случае через плазматическую оболочку проникает, очевидно, также лишь вода; при понижении наружного осмотического давления вода, как в растительной клетке, входит в спермий, так что объем его по мере разбавления раствора увеличивается. Можно было бы, пожалуй, видеть разницу между обоими процессами в том, что в спермии нет большой, наполненной клеточным соком и легко изменяющейся вакуоли. Но этой разнице нельзя приписывать существенного значения, так как вода может проникать в протоплазму и без образования вакуолей,

как «Imbibitionswasser» Негели или «Enchylemawasser» Бючли. Впрочем живой спермий если и не обладает настоящей ячеистой структурой, то все же обнаруживает наличие мелких вакуолей в шейке и в ядре; на шарообразной стадии (в 1% растворе калийной селитры), когда содержание воды в спермии достигает своего максимума, всегда можно заметить между капсулой и головкой, т. е. в шейке, крупную вакуолю (рис. 8b), которая при переносе в более крепкий раствор исчезает.

Таким образом, спермии Inachus scorpio и других Brachyura являются превосходным объектом исследования для изучения плазмолиза. Во-первых, реакция протекает здесь весьма быстро, а во-вторых, клетки оказываются очень стойкими по отношению к различным химическим веществам. Спермии, втянувшие свои отростки, немедленно выпускают их снова под действием более крепкого раствора. Однажды в течение часа я обрабатывал один и тот же спермий под покровным стеклом одним вслед за другим двадцатью различными растворами, и последние реакции протекали так же быстро и определенно, как первые; так совершенна эластичность этих образований.

Я должен, однако, указать, что плазматическая оболочка спермия, точно так же как оболочка ядра и капсулы, отнюдь не вполне непроницаема для всех растворенных веществ, как это наблюдается и в растительных клетках. В этом отношении разные вещества оказываются резко различными. Так, в морской воде спермии могут оставаться много дней и даже недель, не обнаруживая каких бы то ни было изменений. Щавелевокислый калий, сернокислый магний, хлористый калий также проникают лишь с трудом. Напротив, для глицерина плазматическая оболочка спермия легко проницаема, как во многих растительных клетках (Klebs, 1888). Если перенести спермии Inachus в 7% раствор глицерина, то сначала они принимают форму, изображенную на рис. 3, но уже через час большое количество реактива проникает через протоплазматическую оболочку, наружное осмотическое давление понемногу снимается, спермий округляется и в конце концов лопается. Если, однако, во-время перевести такой ошарившийся спермий в более крепкий раствор глицерина, то он снова на короткое время выпускает свои отростки.

* * *

Рассмотрим теперь глубже вопрос, какие причины определяют внешнюю форму наших сперматозоидов. Мы видели, что при известных стоящих в связи с внутренним тургором условиях они становятся шарообразными. Почему же они не шарообразны в нормальных условиях, т. е. в жидкости семенника, семяпровода или семяприемника и в морской воде? Как уже указано выше, я вижу причину этого в наличии у спермия эластической оболочки. В своем «естественном состоянии» [1] оболочка должна иметь звездчатую форму. Деформация оболочки может происходить лишь под воздействием тех или иных сил, а по устранении этого нарушающего влияния благодаря эластичности снова восстанавливается естественное состояние. Это естественное состояние оболочки, однако, не совпадает с тем состоянием, в котором она находится при обыкновенных условиях (в receptaculum seminis или в морской воде). У спермиев, изображенных на рис. 1 и 3, по сравнению с рис. 2, оболочка, конечно, растянута, и необходимая для этого сила берется, очевидно, из клеточного тургора. Внутренний тургор клетки, конечно, больше, чем осмотическое давление во внешней среде, а именно, во-первых, на величину поверхностного натяжения, а во-вторых, на величину эластического сопротивления оболочки при данном натяжении. При уменьшении наружного осмотического давления равновесие нарушается, и вода поступает в клетку, увеличивая ее объем. При этом оболочка растягивается и ее эластическое сопротивление повышается, так что хотя внутренний тургор тоже падает, однако, не в той степени, как наружное осмотическое давление. Подобно другим силам, распространяющимся в жидких каплях равномерно по всем направлениям, этот избыток внутреннего давления стремится придать спермию шарообразную форму. Именно в этом направлении и происходит изменение формы его эластической оболочки, причем одни части ее растягиваются больше, чем другие; понятно, что при определенной высоте избытка внутреннего давления спермий становится шарообразным.

Нетрудно приготовить модель нашего спермия из резинового пузыря, который в «естественном состоянии» будет иметь вид эллипсоида с полыми отростками, а при надувании, т. е. при повышении разницы между внутренним и внешним давлением, постепенно раздувается до шара.

* * *

Теперь мы переходим к дальнейшему вопросу: как построена эта эластическая оболочка спермия? Так как в наружном плазматическом слое спермия Inachus scorpio незаметно никакой структуры, то можно было бы заключить, что вся поверхность спермия покрыта здесь твердой эластической перепонкой, подобной целлюлезной оболочке растительных клеток. Но такое

[1] Понятия «естественное состояние», «вынужденное состояние» и «эластичность» я употребляю в смысле Ауэрбаха (Winkelmann's Handbuch der Physik, Bd. I, 1891).

представление кажется мне мало вероятным. Целлюлезная клеточная оболочка легко проницаема для солей, а потому при осмотических явлениях не играет существенной роли и при плазмолизе все плазматическое тело отстает от этой оболочки. Напротив, оболочка спермия Inachus scorpio стягивается сама при действии крепких растворов (рис. 2) и должна быть признана полупроницаемой; вследствие этого ее следует сравнить не с целлюлезной оболочкой, а с поверхностным плазматическим слоем растительной клетки. Таким образом, поверхностный слой спермия обладает свойствами обеих растительных оболочек: эластичностью и полупроницаемостью.

Наблюдения над другими ракообразными позволяют нам лучше понять эту двойственную природу спермия. У Dromia vulgaris спермии оказываются во всех отношениях похожими на спермии Inachus scorpio, только имеют меньше головных отростков (от одного до трех). Явление плазмолиза протекает здесь также сходно: в 1% растворе $KNO_3$ спермии становятся шаровидными. Но особенный интерес представляют эти спермии в том отношении, что обнаруживают любопытную структуру своего поверхностного слоя. Именно у живых спермиев (в серуме или в морской воде) можно рассмотреть в отростках спиральные нити (рис. 9). Что мы имеем здесь действительно спиральные нити, доказывается мацерированными препаратами, на которых спирали освобождаются. Для такой мацерации я употреблял разнообразные растворы, о чем позднее будет подробно рассказано в моей специальной работе по спермиям десятиногих раков. Здесь достаточно подчеркнуть, что мацерирующие жидкости обычно употреблялись в разведении, изосмотичном с морской водой. Применяя такие методы мацерации, можно обнаружить спиральные нити и у таких видов, у которых, как у Inachus scorpio, при жизни они не заметны.

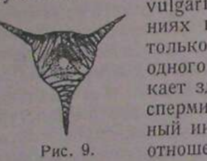


Рис. 9.

Если мы примем, что спиральные нити тверды и эластичны, то нет необходимости приписывать эластичность всему поверхностному плазматическому слою спермия. Благодаря адгезии (притяжению) эластических волокон к протоплазме они, с одной стороны, удерживаются в поверхностном слое протоплазмы, а с другой стороны, благодаря им в известных пунктах изменяется поверхностное натяжение и вследствие этого клетки принимают звездчатую форму. Мы знаем, что Плато по такому же способу при помощи проволочных рамок различной формы придавал жидким каплям самый различный и часто очень сложный внешний вид. Если мы наденем на подвешенную свободно в спирту шарообразную каплю масла несколько эластических спиральных пружинок известной длины с одинаковыми оборотами, то капля примет звездчатую форму; нетрудно предвидеть, в каком направлении изменится при этом благодаря поверхностному натяжению прилипшего масла естественное состояние спиральных нитей. На свободном дистальном конце отростка (сильное позитивное поверхностное натяжение) спиральные обороты должны сузиться и, напротив, на проксимальном конце (сильное негативное поверхностное натяжение) они расширяются; с другой стороны, вся спираль укоротится. Мы видим, таким образом, что эти спирали должны принять такое же вынужденное состояние, как в спермиях Dromia vulgaris на рис. 9. Отсюда мне кажется вероятным, что и физический процесс в обоих случаях одинаков; но в спермии сюда добавляется также наличие внутреннего тургора, который стремится деформировать спиральные нити и далее в том же направлении, как поверхностное натяжение.



* * *

На основании установленных выше фактов мне представляется весьма вероятным, что во всех случаях, когда форма клетки или какого-либо клеточного органа отступает от шарообразной, существенную роль играют эластические образования и прежде всего эластические волокна. Конечно, жидкости и под влиянием других сил кроме эластических могут принимать отступающую от шарообразной форму. В этом отношении достаточно указать на ячеистые структуры и на амебообразные протопласты. Однако везде, где специфическая форма клетки остается постоянной и неизменной или после временного изменения возвращается к прежнему виду, мы должны искать соответствующих эластических образований. Я хочу разобрать еще несколько подобных примеров.

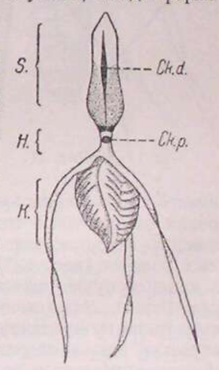



Рис. 10.

На рис. 10 изображен спермий длиннохвостого рака Galathea squamifera. Мы видим здесь те же три отдела, как у Inachus scorpio: 1) головку, имеющую сложную штопорообразную форму; 2) шейку с проксимальным центральным тельцем и тремя длинными шейными отростками и 3) хвост, т. е. хитиновую капсулу с дистальным центральным тельцем. Следует подчеркнуть, что шейные отростки Galathea резко отличны от головных

отростков Inachus, причем последние не вовсе отсутствуют у Galathea, а выражены в виде трех выдающихся меридиональных ребер головки (на рис. 10 видно одно из таких меридиональных ребер). Этот спермий оказывается более чувствительным к воздействию различных растворов, чем спермий Inachus. При понижении осмотического давления в наружной среде он приближается к форме шара; особенно ясно выражена шарообразная форма после двухчасового воздействия 7% раствора глицерина, который настолько медленно проникает в клетку, что наружное давление снимается очень бережно. Если снова повысить наружное осмотическое давление, то ядро и хитиновая капсула шарообразного спермия снова принимают свой прежний вид, но шейные отростки уже не могут вытянуться, так как при свертывании они, очевидно, портятся.

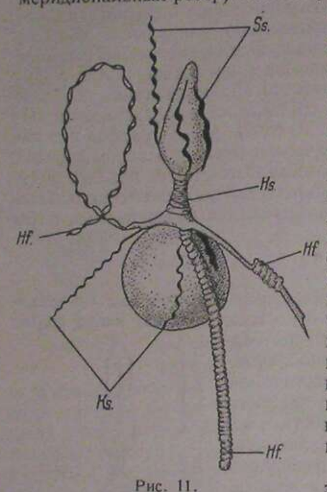


Рис. 11.

Мацерация выявляет нам здесь целый ряд эластических нитей (рис. 11). Во-первых, вместо трех шейных отростков мы видим три различным образом закрученные спирали. При других методах мацерации каждый отросток распадается на несколько уже незакрученных волокон (рис. 12*). Предположив, что не все эти волокна в каждом пучке одинаковы, но одни более, а другие менее растяжимы, легко понять, почему под влиянием солевого раствора такой пучок закручивается в спираль. В живом состоянии отростки также слегка скручены, и скручиваются еще более, когда при известных условиях, а именно при закреплении спермия на поверхности яйца, они укорачиваются [1]. Возможно, что сложная структура эластических отростков необходима для того, чтобы обеспечить правильное без перелома их укорачивание при этих движениях. Но и другие нити при мацерации в известных жидкостях становятся также преимущественно спиральными. Так, по меридиональным ребрам головки, которые соответствуют головным отросткам Inachus, видны три спирали (*Ks*). Но это не единственные эластические образования в головке, так как в живом спермии кроме этих трех меридиональных ребер заметна еще тонкая поперечная штриховка (рис. 10). Не удается с точностью установить, имеются ли здесь действительно параллельные кольцевые обручи, или же одна связанная спираль. Для объяснения сложной винтообразной формы головки в равной мере пригодны оба толкования. В хвостовом отделе, кроме без сомнения твердой не изменяющейся ни в кипящем едком кали, ни в разведенных кислотах хитиновой капсулы, находятся три эластичных спиральных нити (*Ss*), которые, очевидно, играют важную роль как при развитии формы хитиновой капсулы, так и в поддержании ее формы в зрелом спермии. Удлиненная форма шейки спермия Galathea определяется также особой спиральной нитью.

[1] О своеобразных движениях спермиев ракообразных я буду говорить в другом месте.



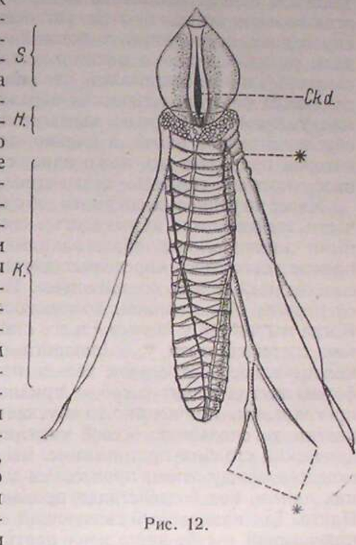


Рис. 12.

Рис. 12 представляет спермий рака отшельника Eupagurus prideauxii; его удается всего лучше наблюдать на золоченых препаратах и в крепких осмотических растворах (10% NaCl). Здесь головка имеет вытянутую слегка закрученную винтообразно форму подобно головке жгутиковых спермиев. При уменьшении осмотического давления в наружной среде головка укорачивается так же, как головные отростки Inachus; при восстановлении нормального давления она снова вытягивается. Форма головки спермия Eupagurus определяется двумя родами волокон: 1) охватывающей головку поперечной спиралью, которая оказывает на головку то же действие, как спирали в головных отростках Dromia, и 2) тремя продольными волокнами, выступающими в виде меридиональных ребер.

Подобно головке спермия рака отшельника построены и головки большинства жгутиковых спермиев, также вытянутые и по большей части штопорообразные. Поэтому мне кажется весьма вероятным, что во всех этих случаях форма головки определяется эластическими волокнами. Так как существование этих волокон отнюдь не легко установить, в особенности на фиксированных препаратах, то понятно, что до сих пор их наблюдали редко. Однако в некоторых таких спермиях описывали спирали [1], и я не сомневаюсь, что они и здесь играют роль определяющих форму эластических образований. В других случаях, как у Bombinator igneus, вытянутая форма головки спермия обусловливается иначе, а именно длинной твердой палочкой, которая пронизает ось всего ядра; существует ли и здесь еще поверхностная спираль, неизвестно.

Хвост жгутиковых спермиев (об очень маленькой, по большей части, шейке можно не говорить), кажется, очень богат различными эластическими образованиями. Форму хвоста спермия прежде всего здесь определяет дистальное центральное тельце с выходящей из него осевой нитью. Твердая осевая нить является первым образованием, возникающим при развитии хвоста. Когда мы читаем у Мевеса [2] в его ставшем классическим описании сперматогенеза у Salamandra maculosa, как дистальное кольцевидное центральное тельце при всех своих изменениях формы всегда тащит с собою прилипший к поверхности слой протоплазмы, причем оно то опускается в ямку на поверхности клетки, то, скользя по осевой нити, поднимает за собою цилиндрический столбик протоплазмы, мы не можем не подчеркнуть сходства между этими процессами и изменениями формы жидких капель под воздействием проволочных каркасов в опытах Плато. Так называемый связующий отдел зрелого спермия, заключающий в себе дистальное центральное тельце, часто обладает описанной многими авторами спиральной оболочкой, которая и определяет, повидимому, цилиндрическую форму этого отдела. Во многих случаях на хвосте имеется волнистая перепонка, которая поддерживается одним или несколькими специальными волокнами. Эти волокна так же, как и возникшая из дистального центрального тельца осевая нить, обнаруживают нередко сложное строение, так как они могут иметь различные поперечники и при мацерации обычно рассыпаются на тончайшие фибрилли. Многие авторы считают по крайней мере некоторые из этих нитей «подвижными» и «сократимыми»; Ю. Броман [3] считает «подвижность» и «сократимость» опре-

[1] Benda, K. Verh. d. Phys. Ges. zu Berlin, 1897—1898.
[2] Meves, Fr. Arch. für mikr. Anat., Bd. 50, 1897.
[3] Broman, J. Anat. Anz., Bd. 20, 1901.



деленным отличительным признаком различных нитей хвоста спермиев, так как, с одной стороны, в каждом отдельном случае «подвижная» и «опорная» нити резко отличаются друг от друга, а с другой—во всех спермиях «подвижные», соотв. «опорные» нити должны быть гомологичными. Мне кажется, однако, что такого различия не существует и у нас еще нет никаких оснований каким-либо нитям приписывать особую «сократимость». Все, что мы действительно видим, ограничивается тем фактом, что при медленном движении спермия некоторые более тонкие волокна сильнее изменяются, сокращаются или вытягиваются, чем другие, более толстые; а при более быстром движении спермия захватываются изменением формы и более толстые волокна [1]. Даже возможность фактического доказательства того, что одни волокна сокращаются «активно», а другие «пассивно», кажется мне исключенной; а что такое в сущности должна обозначать «активная сократимость» какого-нибудь волокна, этого, конечно, никто не понимает.

Мне кажется, что все хвостовые нити спермиев тверды и эластичны и служат подобно другим описанным выше нитям для определения внешней формы спермия. Сложное строение хвоста спермиев объясняется тем, что эластические нити должны здесь определять форму не только спокойного, но также и движущегося спермия. Если мы возьмем двумя пальцами нижний конец эластического стержня и попытаемся привести его в колебание, то движения этого стержня будут зависеть от его формы: цилиндрический стержень будет колебаться одинаково во все стороны, и при этом существенную роль будут играть также форма концов стержня, его те или иные утолщения и искривления, его длина, может быть, спиральная структура. А если этот стержень состоит из многих связанных между собою волокон различной структуры, то характер его колебаний может оказаться особенно сложным и в то же время стойкими будет мало зависеть от вариаций движений пальцев. В этом случае мы имеем перед собой типичный механизм, который «неупорядоченное» движение переводит в «упорядоченное» [2].

Я думаю, что в хвосте спермиев мы имеем точно такой же случай. Его различные эластические нити образуют сложный

[1] См. в особенности Ballowitz, E. Archiv für mikr. Anat., Bd. 36, p. 252, 1890.
[2] В физике термины «упорядоченное» и «неупорядоченное» движение введены Гельмгольцем. Так, в паровой машине хаотические тепловые движения в огне печи называют неупорядоченными, а правильные движения колес упорядоченными. Точно так же амебообразные движения являются неупорядоченными, а мерцательные и мускульные движения—упорядоченными (Ферворн).

связанный механизм. Движущая сила не может развиться в самом механизме, не нарушая его прочности. Она должна иметь своим источником скорее всего жидкую плазму хвоста. Эта движущая сила может быть в вышеуказанном смысле «неупорядоченной», правильная сложная форма движения определяется твердым механизмом. Я не хочу здесь рассматривать вопрос о том, каким образом эта сила может возникнуть в жидкой плазме [1]. Изучение этого вопроса удобнее всего связать с анализом амебообразного движения, при котором твердые формативные образования вряд ли играют какую-либо роль.

* * *

Если приведенное выше объяснение для случая подвижных спермиев может рассчитывать на признание, то возникает желание распространить такое объяснение и на другие упорядоченные движения клеток, т. е. мерцательное и мускульное движения. Между этими «упорядоченными» и «неупорядоченными» амебоидными движениями имеются два различия: 1) движение идет в первом случае в одном определенном направлении и 2) в этих клетках мы находим особые структуры. Если этим структурам приписывать по крайней мере отчасти формоопределяющее значение, то этим будет объяснено и движение в определенном направлении.

Что касается ресничек мерцательных клеток, то они возникают по всей вероятности как твердые выросты базальных телец, подобно тому как осевые нити спермиев возникают из центральных телец. Как я убедился на известных мерцательных клетках Pteropoda, каждая ресница состоит здесь не из одной, а из нескольких нитей, которые покрыты общей жидкой плазматической оболочкой. В базальном слое каждой реснице (ее каждой нити) соответствуют два лежащих одно над другим базальных тельца, которые представляют собой, вероятно, сочленовные пункты. Если идущие к базальным тельцам волокна представляют собою эластические образования, то мы имеем здесь точно так же сложный твердый механизм, в котором неупорядоченные силы вызывают определенное специфическое движение. Я полагаю, что структура и функция гладких мышечных волокон после изучения их формативных эластических элементов с осмотическими и мацерационными методами также могут быть лучше объяснены с развитой выше точки зрения. Впрочем фибрилли в этих клетках уже давно описаны; в особенности

[1] Интересные относящиеся сюда факты описаны Чачо (C i a c c i o, Rendic. d. R. Acad. de Bologna, Vol. 3, 1898). К сожалению, эта работа известна мне лишь по реферату M e v e s, Ergebn. d. Anat. und Entw., Bd. 11, 1911.



так наз. «пограничные фибрилли» Гейденгайна [1] и обнаруживают большое сходство с формоопределяющими нитями спермиев. Но в противоположность этому автору я считаю возможным утверждать, что именно «двоякокосо исчерченные волокна», т. е. мускульные клетки с заложенными в поверхностном слое спиральными нитями (l. c., стр. 204), в теоретическом отношении представляют особо выдающийся интерес. Я полагаю далее, что эти спиральные нити, точно так же как идущие прямо пограничные фибрилли других мускульных клеток, отнюдь не могут быть признаны «активно» сократимыми, но являются твердыми эластическими и формоопределяющими элементами. Если мы имеем перед собою вытянутую обвитую эластической спиральной нитью клетку, то достаточно какой-либо «неупорядоченной» силы, например повышения внутреннего осмотического давления, чтобы изменить наружную форму клетки в совершенно определенном направлении: клетка сократится так же, как гладкое мускульное волокно. Мы это видим уже на примере отростков спермиев Inachus scorpio.

Конечно, труднее дать объяснение поперечнополосатым мускулам, так как мнения относительно их структуры слишком разноречивы. Если даже вместе с К. Мюнхом мы примем, что поперечная полосатость обусловливается спиральным строением анизотропного вещества и что эти спирали тверды и эластичны, все же остается еще много неразъясненных морфологических пунктов, и мне кажется неправильным чрезмерно упрощать проблему. В одном отношении я согласен с Мюнхом [2], а именно, когда он пишет: «Изменения формы, наблюдаемые при сокращении, являются не причиной, а следствием сокращения». Я не буду здесь анализировать ближе форму различных инфузорий. У них уже описано так много различных волокон под именем эластических, сократимых, нервных, что, без сомнения среди них найдется достаточное количество действительно формоопределяющих нитей. В заключение я хотел бы указать еще на одно новое наблюдение Ф. Мевеса [3]. Этот автор нашел в красных кровяных тельцах саламандры кольцевое волокно, заложенное по вздутому краю клетки. Если мы предположим, что это волокно эластично, то его наличия окажется достаточным, чтобы объяснить отступающую от шарообразной форму этой клетки.

До сих пор мы имели дело только с нитчатыми формоопределяющими элементами. Однако теоретически возможно, что форма клетки или клеточного органа может определяться также

[1] H e i d e n h a i n, Ergebnisse der Anatomie und Entw., Bd. 10, 1900.
[2] M ü n c h, C. Arch. für mikr. Anat., Bd. 62, 1903.
[3] M e v e s, F. Anat. Anz., Bd. 23, № 8/9, 1903.

и эластическими сетями или губчатыми скелетами. Но чтобы не слишком удлинять мое настоящее предварительное сообщение, я предпочитаю не приводить здесь дальнейших примеров таких структур из моих исследований по клетке.

* * *

Во избежание недоразумений я хотел бы определить здесь точнее отношение моих изложенных выше воззрений к так наз. теориям структуры протоплазмы. Агрегатное состояние протоплазмы представляется мне жидким, т. е. частицы протоплазмы более или менее легко смещаются, и граница эластичности для нее равна нулю. Конечно, Бючли принадлежит большая заслуга в установлении того факта, что протоплазма находится в жидком агрегатном состоянии; его ячеистые структуры я также имел случай наблюдать в некоторых клетках как при жизни, так и на фиксированных препаратах. Воззрения Бючли не стоят ни в каком случае в противоречии с допущением наличия в клетках твердых нитей, сетей и т. д.[1]. Но чтобы сделать наглядной связь между жидкой протоплазмой и твердыми нитями, я предпочитаю не сравнивать протоплазму с «лапшой», как это делает один из приверженцев Бючли, а именно Л. Румблер[2], а указываю на те твердые проволочные каркасы, при помощи которых Плато придавал жидким каплям разнообразную форму.

Описанные мною на предшествовавших страницах нити только отчасти совпадают с нитчатыми и сетчатыми структурами протоплазмы большинства авторов. Во-первых, мне представляется вполне возможным, что в некоторых клетках, как например у амеб, совсем нет в плазматическом теле (ядро я пока оставляю в стороне) твердых определяющих форму образований; а вовторых, те нити, о которых здесь идет речь, не «сократимые» нити, а в физическом смысле слова твердые и эластические. По их морфологическому значению я называю их формоопределяющими или формативными образованиями.

*Неаполь,*
*Зоологическая станция.*
*Июнь 1903.*

---

[1] Bütschli, Arch. für Entwicklungsmechanik, Bd. II, p. 513—514 und 546, 1901.

[2] Rumbler, L. Ergebnisse, d. Anat. und Entw., Bd. 8, p. 566, 1898.

# II. ИССЛЕДОВАНИЯ О ФОРМЕ КЛЕТОК

I

## О СПЕРМИЯХ ДЕСЯТИНОГИХ РАКОВ В СВЯЗИ С ОБЩИМИ СООБРАЖЕНИЯМИ ОТНОСИТЕЛЬНО ОРГАНИЗАЦИИ КЛЕТКИ[1]

### ПРЕДИСЛОВИЕ

Спермии ракообразных и в особенности десятиногих раков издавна привлекали к себе внимание исследователей, так как среди наблюдаемых в животном царстве спермиев они резко выделяются своей своеобразной формой и в особенности отсутствием столь характерного для спермиев обычного типа органа движения—жгута, вследствие чего название «сперматозоиды» (=«живчики») к ним совершенно не применимо. Неудивительно, что литература по спермиям десятиногих раков весьма обширна, причем имеется несколько крупных монографий, широко охватывающих предмет, по крайней мере по числу исследованных форм.

Ввиду такого богатства литературы можно было бы думать, что вопрос изучен достаточно полно и что современному наблюдателю не представляется возможности найти здесь много нового. Дело, однако, обстоит совершенно иначе; несмотря на обилие исследований мы смело можем сказать, что изучение спермиев Decapoda до последнего времени не вышло из первоначальной описательной стадии. Накоплялись факты, касающиеся строения и развития спермиев у различных видов, и как всегда бывает в подобных случаях, для читателя представлялось весьма затруднительным разобраться в этом изобилии фактов, отделить среди них важные от второстепенных: для этого нехватало руководящего принципа. Единственным обобщением,

---

[1] Опубликовано на русском языке в Ученых записках Московского университета за 1905 г. и на немецком языке в Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 67, 1906.

которое здесь имели в виду исследователи, было стремление свести спермии всех Decapoda к одному типу. Но и это обобщение до сих пор не было проведено всецело, так как не были открыты такие черты строения спермиев, которые можно было бы принять за прочную основу при установлении гомологий. Просматривая литературу, мы убеждаемся, что до сих пор не могут считаться решенными даже элементарные, повидимому, сравнительно-морфологические вопросы, как-то: одинаково ли расположено в спермиях разных Decapoda ядерное вещество хроматин и можно ли признать гомологичными между собою составляющие столь характерную особенность для этих спермиев неподвижные отростки?

Другой вопрос, который, конечно, прежде всего приходит в голову каждому зоологу при взгляде на причудливые формы спермиев раков, а именно, в каком отношении стоят они к спермиям обычного типа, был едва затронут большинством исследователей и не мог внести порядок в их описания. Такой элементарный пункт, как разъяснение, где в спермиях Decapoda передний конец спермия обычного типа, т. е. акросома и головка, и где задний, хвостовой конец, даже и этот пункт не может считаться разъясненным, и по большей части не делалось попыток установить верные пути для его разъяснения.

Наконец, третий общий принцип—физиологический, также не был выдвинут в основу исследований, и читатель, ознакомившись с литературой, не сочтет выясненным, действительно ли спермии Decapoda совершенно неподвижны; а о том, как происходит здесь процесс оплодотворения и какое назначение имеют различные отделы или отростки спермиев, читатель не может вынести никакого представления.

Ввиду вышесказанного, когда я принимался за работу, мне было ясно, что передо мною широкое поле для исследований. Но мне было ясно также, что я лишь в том случае могу успешно выполнить свою задачу, если заранее определенно намечу себе те общие вопросы, которые должны руководить моими исследованиями, и если я совершенно откажусь от описаний таких фактов, которые не имеют прямого отношения к поставленным вопросам. Первоначально я наметил три перечисленные выше руководящих вопроса. Позднее к ним присоединился еще четвертый: механическое объяснение внешней формы спермиев. Среди всех свободных клеток эти спермии выделяются особенным разнообразием и причудливостью формы, и так как притом это клетки сравнительно крупной величины, и отростки их по своим размерам более доступны для исследования, чем, например, жгуты обычных сперматозоидов, то мне казалось естественным именно на этом объекте попытаться разъяснить, каким образом постоянство внешней формы может иметь место наряду с при-



знаваемым большинством современных гистологов жидким агрегатным состоянием протоплазмы.

Само собою разумеется, я не мог думать, что достаточно поставить перечисленные выше вопросы для того, чтобы их разрешить. Я не мог не знать, что эти вопросы ставились и моими предшественниками, и если они не были положены в основу для систематизации фактов и остались неразрешенными, то только потому, что при тогдашних методах исследования их нельзя было разрешить. Хотя со времени последней крупной монографии Сабатье (Sabatier, 1893) прошло едва десять лет, но именно за этот период произошли существенные усовершенствования гистологической методики. Во-первых, были установлены методы окрашивания центральных телец, которые все более привлекают к себе внимание гистологов и изучение которых в настоящее время ложится в основу при всех исследованиях по спермиям и спермиогенезу. Во-вторых, за это время достигла особенно высокого развития молодая наука—физическая химия, некоторые главы которой, в особенности учение об осмотическом давлении, приобрели чрезвычайно важное значение для биолога; в частности по отношению к гистологической методике только знакомство с учением об осмотическом давлении дает гистологу возможность исследовать в неизмененном или малоизмененном виде клетки животного организма; а это представлялось весьма важным всем исследователям по спермиям и спермиогенезу Decapoda, но не поддавалось вполне удовлетворительному разрешению. Итак, моя задача оказалась весьма упрощенной: наметив общие вопросы, подойти к их разрешению с новыми, готовыми или по крайней мере подготовленными методами.

При такой постановке дела моя задача облегчалась еще более тем, что мне не было необходимости добиваться особенной полноты исследования, устанавливать полную картину спермиогенеза у возможно большего числа форм. Многих форм, как наш пресноводный рак, Astacus fluviatilis, как креветки, Caridae, я почти не касаюсь в своем изложении. Для моих целей было бы достаточно изучение двух-трех форм, и если я касаюсь значительно большего числа их, если я пересмотрел разрезы семенников и живые спермии у всех Decapoda, которых я мог получить на зоологических станциях в Виллафранке и в Неаполе, то лишь потому, что в разных отношениях разные спермии оказывались в моих целях наиболее удобными объектами. И хотя мне удалось установить несколько интересных данных, касающихся ранних стадий спермиогенеза у некоторых Decapoda, но я не упоминаю даже о них в дальнейшем изложении, так как считаю, что описание фактов, не имеющих прямого отношения к поставленным выше общим вопросам, может повести только к затемнению изложения. Таким образом, я совер-

шенно не касаюсь таких в высокой степени интересных групп явлений, как рост сперматогоний, двукратное деление сперматоцитов, стоящее согласно воззрению большинства исследователей в связи с редукцией хроматина, не касаюсь также взаимоотношения между «половыми» и «обкладочными» клетками, вопроса о питании половых клеток, вопроса о возникновении митохондриев и пр. Как ни интересен каждый из этих вопросов сам по себе, но они не имеют никакого отношения к моей теме и связаны лишь искусственно общностью объекта.

Само собою разумеется, что при писании работы я не должен был придерживаться обычного плана своих предшественников и описывать отдельно спермии и спермиогенез у разных форм. И я расположил свое изложение сообразно поставленным выше общим вопросам. Моя работа распадается, таким образом, на три главы. В первой главе я провожу гомологию между различными отделами спермиев у разных Decapoda и пытаюсь сопоставить эти спермии со спермиями обычного типа; вторую главу я посвящаю механическому объяснению внешней формы спермиев Decapoda, а в третьей говорю об их движениях и об участии их в процессе оплодотворения. Эти три главы характеризуются также различными методами исследования. Для разрешения первого вопроса необходимо было изучать окрашенные разрезы законсервированных семенников. Для второй главы изучение консервированного материала было почти бесполезным; только наблюдение живых спермиев и различные эксперименты с ними, исследование влияния осмотического давления и мацерирующего действия различных химических веществ могло привести к разъяснению вопроса. Для третьей главы кроме экспериментов подобного же рода требовались также наблюдения над тем, как ведут себя спермии в присутствии яиц.

Таким образом, в трех главах настоящей работы излагаются совершенно независимые друг от друга ряды фактов, освещаемые с трех резко различных точек зрения. Первая глава посвящена *исторической* или *сравнительно-морфологической* проблеме; нас будут интересовать здесь не строение и не физиология спермиев Decapoda, а исключительно вопрос, как эти спермии возникли в процессе эволюции. Во второй главе рассматриваются факты с *биофизической* точки зрения; здесь мы можем забыть о том, что мы имеем перед собою сложнейшие организмы, возникшие путем длинного исторического процесса и способные к весьма сложным жизненным функциям; нас будет занимать только одна физическая сторона явлений, перед нами будут не живые клетки, а только капли жидкости, которым твердый скелет придает определенную форму. Чрезвычайная сложность жизненных процессов, к которым способны спермии Decapoda, встанет



перед нами только в третьей главе, посвященной *физиологической* точке зрения; здесь мы будем в состоянии если не исследовать, то по крайней мере наметить сложность некоторых целесообразных актов раздражимости, к которым способны эти спермии. Но наиболее существенной группы целесообразных рефлексов, тех рефлексов, которые проявляются в процессе развития спермия из сперматиды, в равной степени как при развитии организма из клетки, стало быть всего учения о *механике развития* я совершенно не буду касаться в настоящей работе; точно так же и по *биохимии* спермиев я не в состоянии почти ничего сообщить.

В четвертой заключительной главе я позволю себе выйти за пределы поставленной мною непосредственной задачи и приведу некоторые общие соображения относительно организации клетки.

* * *

Изложенные ниже исследования производились в течение 1903 и 1904 гг. на зоологических станциях в Виллафранке и в Неаполе; я писал эту работу частью за границей, частью в Москве в Институте сравнительной анатомии университета. И я заканчиваю это предисловие выражением своей искренней благодарности за постоянное содействие дирекциям обеих зоологических станций и заведующему Московским сравнительно-анатомическим институтом проф. М. А. Мензбиру.

## Глава 1

## СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ

### 1. Вступительные замечания

Так как задачей настоящей главы является сопоставить спермии Decapoda со спермиями обычного типа, то прежде всего нам нужно установить этот последний. Необходимо определить, какие части, какие органы развиты у всех снабженных жгутами сперматозоидов и прочно характеризуют известные отделы их. Тогда нам останется лишь отыскать их гомологи в спермиях Decapoda.

Несмотря на значительное внешнее сходство между всеми снабженными жгутами сперматозоидами, до самого последнего времени не удавалось установить для них общего типа, не удавалось открыть такие органы их, которые могли бы служить для проведения гомологии. К этой цели шли двумя путями. Прежде считали возможным ее достигнуть, изучая детально при помощи тонких методов строение вполне сформированных

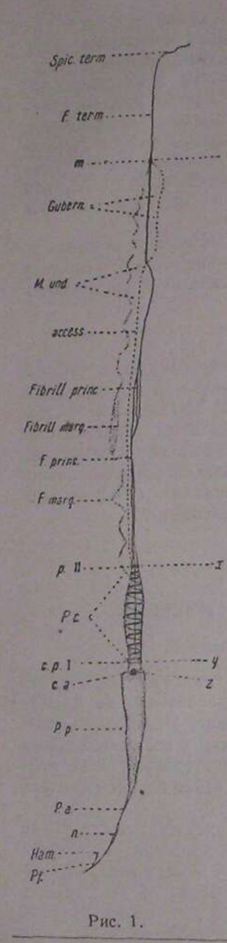



Рис. 1.

зрелых спермиев; этот путь не дал ожидаемых результатов. И только тогда, когда был открыт новый путь— изучение спермиогистогенеза, изучение судьбы отдельных органов сперматиды: ядра, центральных телец, центротеки (идиоцомы) и митохондриев при превращении сперматиды в спермий—только тогда стало возможным с полной уверенностью гомологизировать отдельные части различных спермиев между собою.

На рис. 1, который заимствован мною с небольшими изменениями из статьи Вальдейера в Гертвиговском руководстве эмбриологии позвоночных [1], мы имеем перед собою тип сперматозоида. Во всяком сперматозоиде мы сравнительно легко отличаем головку и хвост; головка, значительная часть которой развивается из ядра, легко диференцируется при окрашивании ядерными красками даже в том случае, если на живом спермии она отграничена неясно; а хвост или жгут представляет собой орган движения. Но при дальнейшем разделении сперматозоида на отдельные части мы наталкиваемся уже на некоторые трудности. Головка (*Cp*=caput) не целиком окрашивается ядерными красками; передний конец ее, диференцированный то в длинное тонкое острие (*Pf*), иногда с зацепкою (*Ham*) и своеобразными утолщениями (*n*), то в острый режущий край, окрашивается совершенно иначе и носит название перфораторий; он предназначен, очевидно, для прободения яйцевой оболочки в момент процесса оплодотворения. Кроме того, и в остальной части головки окраска выделяет нередко различные отделы (*P. a.* и

[1] W. Waldeyer, fig. 6, p. 100, 1901.



*P. p.*=pars anterior и pars posterior). Во многих случаях на зрелом спермии определить с полной ясностью, где кончается перфораторий и где начинается собственно головка, не удается (например, амфибии, многие птицы, млекопитающие и пр.).

Особенно трудно на зрелых спермиях провести гомологию отделов, лежащих между головкой и хвостом в собственном смысле.

Здесь уже давно различали разные вставочные части, как шейку и промежуточный или связующий отделы. Вальдейер, приводимая нами схема которого имеет, как мы увидим ниже, более глубокое значение, устанавливает между головкой и хвостом шейку (*Cl*=collum), а хвост (*Cd*=cauda), следуя Ретциусу, разделяет на связующий отдел (*Pc*=pars conjunctionis), главный (*P. pr.*=propria) и концевой (*P. t.*=pars terminalis) отделы. Из этих отделов шейка лишь в редких случаях (некоторые Urodela и млекопитающие) резко отграничивается особой выемкой от хвоста; но эта граница, по крайней мере в некоторых случаях, имеет важное физиологическое значение; по ней обрывается хвост, когда при процессе оплодотворения головка с шейкой входят внутрь яйца. Иногда, но опять-таки не всегда, в шейке замечается особое зерно [Endknöpfchen (*c. a.*) немецких авторов]. В качестве внешнего признака для непосредственно следующего за шейкой связующего отдела хвоста (*P. c.*) можно указать только одевающую его, но не всегда различимую спиральную нить. Но, не говоря уже о том, что эта нить не всегда заметна, во многих случаях подобная же спиральная нить бывает развита и на шейке и даже на ядре (у селахий по Retzius, 1903, и у Passeres), а также на главном отделе хвоста (у крысы по Jensen, Chiroptera по Ballowitz, Passeres и др.). В главном отделе хвоста удается установить ряд сложных структур: кроме уже указанной и развитой лишь в редких случаях спиральной нити— проходящую по всей длине хвоста и никогда не отсутствующую осевую нить (*F. princ.*=filum principale)—нередко также краевую (*F. marg.*=filum marginale) и добавочную (*F. acces.*=filum accessorium) нити. Между нитями натянуты тонкие перепонки, которым также дают разные наименования (membrana undulatoria—M. und., membrana intermedia—M. int.). Некоторые из этих нитей имеют сами сложную структуру, при мацерации распадаются на тонкие фибрилли (на схеме изображено распадение краевой, fibrill. marg. и осевой нити, fibrill. princ.). Часто нити имеют в поперечнике какую-нибудь сложную форму, например, форму полулуния. Для характеристики отдельных нитей хвоста различают, что одни из них распадаются на фибрилли, а другие не распадаются; одни нити называют яко-

бы «активно» движущимися, другие—«пассивно»[1]. Из всех этих нитей в концевой отдел проходит только одна—filum terminale (F. term.), соответствующая, повидимому, осевой нити главного отдела.

Присматриваясь к очерченной выше схеме и пытаясь применить ее к тем или иным конкретным случаям, мы скоро убеждаемся, что эта задача невыполнимая. Когда мы читаем работы Балловица (Ballowitz) или Ретциуса (Retzius), которые особенно много работали в последнее время, и притом с чрезвычайно тонкими методами, над структурой зрелых спермиев разных позвоночных и беспозвоночных, то мы приходим к тому заключению, что описываемые ими сами по себе очень интересные факты лишены общей связующей их идеи. Мы убеждаемся далее, что такой связующей идеей может быть только физиологический или биофизический[2] принцип, но никак не сравнительно-морфологический. Все эти нити, фибрилли, спирали, перепонки и острия имеют, конечно, очень важное физиологическое значение, но, приняв их за руководство при сопоставлении между собою различных спермиев, мы рискуем впасть в ту же ошибку, которая была столь обычной для старых сравнительных анатомов, принимавших аналогичные органы за гомологичные.

Непригодность этого метода для установления гомологий ясно сказалась при изучении спермиев Urodela. Та часть, которую здесь в течение долгого времени считали за pars conjunctionis хвоста, оказалась после изучения гистогенеза шейкой, настоящая же pars conjunctionis занимает здесь большую часть хвоста и описывалась ранее как pars propria. Просматривая указанную выше статью Вальдейера, которая представляет собою первую попытку научной сравнительной морфологии спермиев позвоночных, мы почти на каждой странице встречаем замечание: до изучения спермиогистогенеза невозможно с точностью установить разделение на отделы.

И если эта задача представляется трудной при изучении сперматозоидов обычного типа, то дело еще более осложняется, когда мы переходим к таким уклоняющимся формам, как спермии Decapoda (см. рис. 2, представляющий спермий Galathea strigosa по Герману—Hermann, 1890).

Эти спермии неподвижны, и поэтому в них нельзя по направлению движения отличить передний конец от заднего; процесс оплодотворения неизвестен, поэтому, чтобы установить ориентировку, остается догадываться по внешней форме. Боль-

[1] См. мою статью в Biol. Centralblatt за 1903 г., а также ниже в 4-й главе настоящей работы (стр. 47 наст. издания).

[2] См. заключительную главу настоящей работы.



шинство исследователей, кончая Лаббе, две заметки которого появились одновременно с моими предварительными сообщениями (Labbé, 1903), ориентируют спермии Decapoda так, как показано на рис. 2, т. е. считают их совершенно лишенными хвоста, но с чрезвычайно развитым перфораторием. На последнюю мысль наводит острие помещающейся при такой ориентировке перед ядром капсулы и отходящие «кзади» от шейки между этой капсулой и ядром отростки, которые можно, пожалуй, принять за гомологи зацепки (Ham. на рис. 1). Само собой разумеется, такое толкование не может носить и тени научного, сравнительно-морфологического.



Рис. 2. Спермий Galathea по Герману (Hermann, 1890). Снизу — острие (акросома), от которой назад отходят три нити (зацепки). Между последними—ядро (головка). Хвоста нет.

И нам пришлось бы отказаться от нашей задачи, если бы в настоящее время в нашем распоряжении не было иного метода для установления сравнительно-морфологических гомологий в спермиях обычного типа. Этот метод—спермиогистогенетический — разработал, главным образом, Ф. Мевес (F. Meves), который первый показал, что наряду с ядром определяющую роль в строении спермия играют также два центральных тельца[1].

Спермии во всех исследованных случаях развиваются из шарообразных клеток—сперматид, в которых наряду с ядром лежат два центральных тельца, окруженные особым телом—центротекой (или идиосомой). На рис. *3a—k* я изображаю на схемах историю развития спермия Salamandra maculata по Мевесу. Рис. *3a* изображает молодую сперматиду в виде шарообразной клетки с ядром (*n*) и двумя центральными тельцами (*ca.* и *c. p.*), которые окружены центротекой (*Cth*). Развитие начинается с того, что центральные тельца выходят из центротеки и размещаются по одной линии перпендикулярно к поверхности. На этой стадии уже обозначается не только ось будущего спермия, но и передний и задний концы его: одно из централь-

[1] Относительно терминов «центральные тельца» и «центросомы» произошел спор между Мевесом и Бовери (см. Meves, 1902, Arch. f. M. Anat., p. 42—54, а также Verhandl. der Anatomischen Gesellschaft in Halle, 1902). Не касаясь существа этого спора, я буду в настоящей работе придерживаться исключительно номенклатуры Мевеса, как разработавшего учение о спермиогистогенезе.

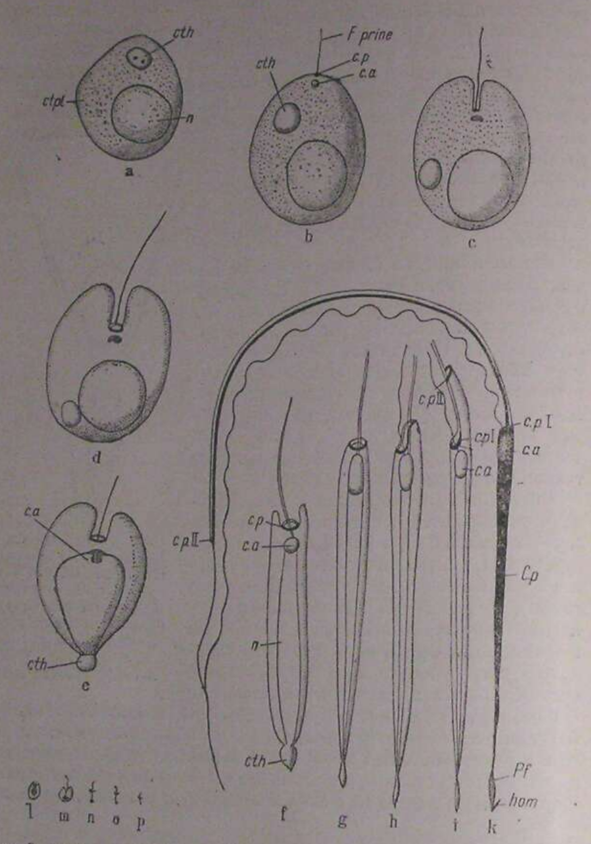



Рис. 3. Спермиогистогенез у Salamandra maculata по Мевесу. Рисунок заимствован отчасти у Вальдейера (1901), частью у Мевеса (1902), по Мак Грегору.

Обозначения рис. a—k см. в тексте; рис. l—p представляют поперечные разрезы на разных уровнях хвоста у Amphiuma.



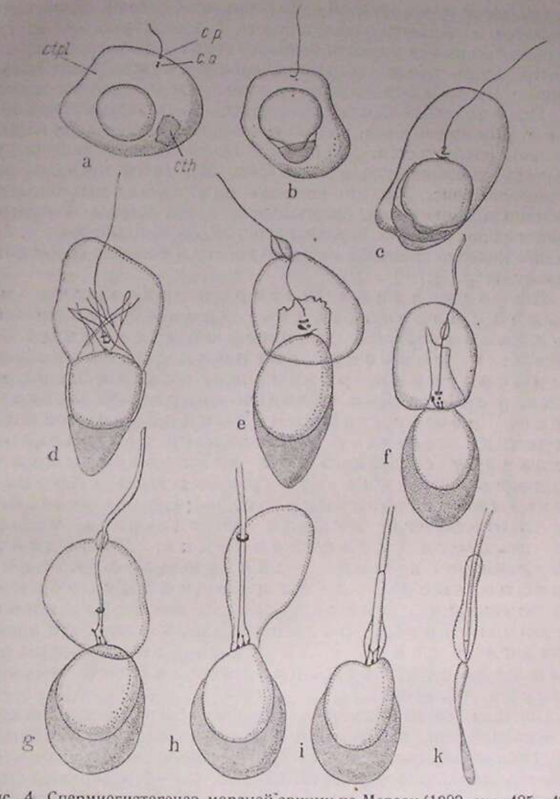



Рис. 4. Спермиогистогенез морской свинки по Мевесу (1902, стр. 485—488).

ных телец, прилежащее к поверхности сперматиды, становится дистальным, а другое—проксимальным. Из дистального центрального тельца вырастает наружу тонкая нить, которая становится главной нитью хвоста (рис. 3*b*, *F. princ.*). Центротека обходит вокруг ядра и, наконец, занимает место на самом переднем конце оси, перед ядром (рис. 3 *d*, *Cth*); из нее мало-помалу

развивается перфораторий (*Pf*) с зацепкой (*Ham*). Ядро вытягивается и образует главную часть головки (рис. *3e—к*, *cp*). В развитии шейки и хвоста наиболее существенную роль играют центральные тельца с развившейся в связи с ними особой нитью; они-то и определяют границы между отделами хвоста.

Проксимальное центральное тельце (*c. a.*), подвергнувшись некоторым изменениям, подходит к заднему концу ядра и здесь сильно разрастается. Дистальное центральное тельце (*c. p.*) сначала сплющивается в диск (рис. 3*c*), затем превращается в колечко (рис. 3*d*); это колечко мало-помалу вытягивается по направлению назад, свертывается в виде цифры 8 и распадается на два колечка, переднее (рис. 3*h*, *cp. I*) и заднее (*c. p. II*). Заднее колечко скользит назад по хвосту и тянет за собой цитоплазму (*c. p. I*).

На основании истории развития мы можем подразделить зрелый спермий саламандры на точно определимые отделы: 1) «головка» спермия слагается из перфоратория, развившегося из центротеки, и собственно головки — ядра; 2) «шейка» — отдел между задним концом головки и передним колечком дистального центрального тельца; у саламандры этот отдел занят сплошь сильно разросшимся проксимальным центральным тельцем; 3) «хвост» — от переднего отдела дистального тельца до заднего конца спермия; Вальдейер выделяет в виде «связующего отдела» хвоста часть, лежащую между обоими колечками дистального центрального тельца. Нить, развившаяся на ранней стадии в связи с дистальным центральным тельцем, становится «главной нитью» хвоста (F. princ.).

Признав вышеописанное строение спермия саламандры за основной тип, мы получим прочную основу для установления гомологий при изучении других спермиев. Разберем для примера несколько вариаций. На рис. 4 *a—k* изображен спермиогистогенез морской свинки по Мевесу[1]. Исходная стадия — та же, как у саламандры. Центротека оставляет центральные тельца, переходит на противоположный (передний) конец ядра и принимает главное участие в образовании перфоратория. Центральные тельца подвергаются сложным превращениям,

[1] Meves, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54, 1899.



и на этот раз не только дистальное, но и проксимальное центральное тельце распадается на несколько частей. Весь ход этого процесса ясно виден из рис. 4 и не нуждается в подробном описании. Проксимальное центральное тельце саламандры и переднее колечко дистального во взрослом спермии морской свинки представлены каждое группой правильно расположенных друг относительно друга определенной величины и формы зерен (*i*). Заднее колечко дистального тельца удерживает и здесь свою форму (*g*, *h*). Взаимное отношение между отделами — головкой (*Cp*), шейкой (*Cl*) и хвостом (*Cd*) с его связующей частью (*P. c*) — у морской свинки таково же, как у саламандры. Несколько своеобразно временное появление вокруг центральных телец воротничка, который мы замечаем на рис. 4*d—f*. Перед созреванием спермия излишек цитоплазмы отваливается (ср. рис. 4*i* с рис. 4*h*).

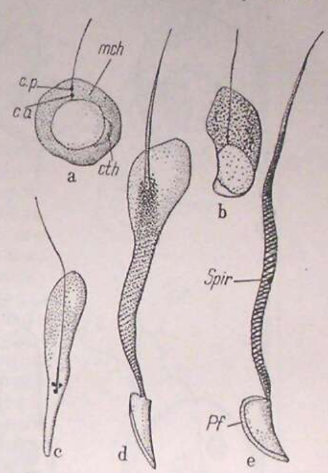



Рис. 5. Спермиогистогенез мыши по Бенда.

Большой интерес представляет участие в спермиогистогенезе «митохондриев», т. е. тех своеобразных структур, которые появляются то в форме зерен, то в форме нитей. Митохондрии описаны и у морской свинки, где из них слагается спиральная нить в связующем отделе хвоста. Чтобы не запутать схемы, я изображаю процесс развития этой нити отдельно на рис. 5, который представляет спермиогистогенез мыши по Бенда[1]; этому автору мы обязаны, главным образом, установлением понятия о митохондриях. Мы видим, что сначала вся цитоплазма наполнена зернистыми митохондриями (*mch*), которые мало-помалу собираются вокруг основания хвоста и здесь складываются в спиральную нить (*spir*). На этом рисунке установить детально судьбу центральных телец трудно, но вряд ли можно сомневаться, что спиральная нить принадлежит здесь связующему

[1] Benda, Ergebnisse d. Anat u. Entw., 1903.

отделу хвоста между передним и задним отрезками дистального центрального тельца.

Как выясняется из спермиогистогенеза улитки (рис. 6 по ф. Корфу[1]). взаимное расположение отделов спермия у этой формы

Рис. 6. Спермиогистогенез улитки по ф. Корфу.

весьма своеобразно. Шейка достигает чрезвычайно большой длины вследствие разрастания проксимального центрального тельца, а промежуточный отдел хвоста, наоборот, очень короток; дистальное центральное тельце сохраняет вид единственного нераздельного кольца.

У Paludina vivipara мы видим обратное (рис. 7 по Мевесу[2]). Здесь шейка имеет очень незначительные размеры, и проксимальное центральное тельце сохраняет вид зерна. А дистальное

[1] v. Korff, Arch. für mikr. Anat., Bd. 54, 1899.
[2] Meves, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, 1900, и Ibidem, Bd. 61, 1902.



центральное тельце приобретает вид палочки, которая сильно вытягивается в длину и окружается митохондриальной спиралью (рис. 7 *d*, *Spir*); кажется, передний конец этой палочки обособляется в виде колечка (рис. 7*d*, *c. p. I*).

Установлены, наконец, и такие случаи, когда ни одно из центральных телец при спермиогистогенезе не подвергается изменению: оба остаются в форме зерен. Рисунок 8 изображает спермиогистогенез Bombinator igneus по Броману[1].

Промежуточный отдел хвоста здесь также редуцирован, как у улитки, но и шейка очень коротка. Оригинальную особенность спермия составляет то, что ось его согнута под очень острым углом, вершиной которого является проксимальное центральное тельце (*c. p*); от этого пункта хвост и ядро идут почти параллельно друг другу назад, соответственно вперед (относительно оси). Центротека остается здесь на своем первоначальном месте у центральных телец, но дает идущий вдоль оси всего ядра твердый отросток. Перфораторий, развивающийся от центротеки, помещается в месте излома оси в области шейки; этот пункт является физиологически передним концом спермия, и только благодаря изучению сложного спермиогистогенеза мы убеждаемся, что морфологически этот пункт принадлежит среднему отделу.

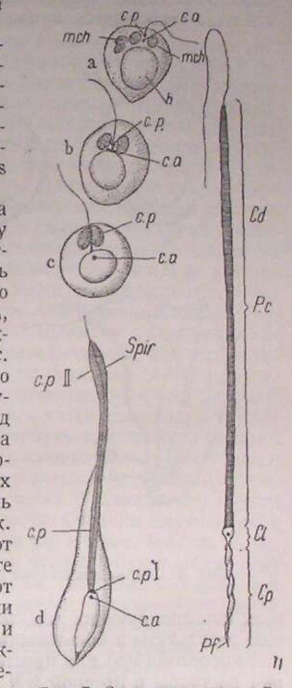



Рис. 7. Спермиогистогенез Paludina vivipara по Мевесу.

Таким образом, в настоящее время имеется возможность установить строгую гомологию различных отделов у разных сперматозоидов обычного типа: для этого нужно изучить спермиогистогенез. Мы и воспользуемся этим методом, чтобы объяснить сравнительно-морфологически строение спермиев Decapoda.

[1] Broman, J. Anat. Anz., Bd. 17, 1900.

## 2. Методика исследования

Приступая к описанию своих наблюдений, я скажу несколько слов о методике приготовления тех препаратов, с которых сделаны относящиеся к настоящей главе рисунки 9 и сл. Из

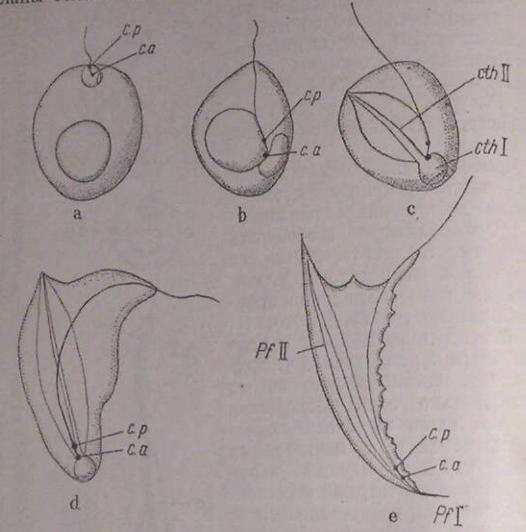



Рис. 8. Спермиогистогенез Bombinator igneus по Броману.

всех консервирующих жидкостей, которые я употреблял, лучшие результаты в большинстве случаев давала сулема с уксусной кислотой (5%) или просто сулема; я брал концентрированные растворы в пресной и в морской воде, равно как в смеси морской воды с пресной; брал также растворы сулемы, изосмотичные по вычислению с морской водой—во всех случаях результат оказывался приблизительно одинаковым: плазматические структуры и центральные тельца сохранялись более или менее удовлетворительно, хроматин сильно разбухал, форма клеток несколько изменялась—клетки увеличивались в объеме. Лучше удерживалась форма в жидкостях Ценкера и в особенности Буэна, в которых и центральные тельца иногда сохранялись недурно. Жидкости, содержащие осмиевую кислоту—флемингова и германовская,—оказались для моих объектов непригодными; законсервировать центральные тельца и митохондрии таким образом не удавалось, и только по отношению к наименее интересовавшему меня хроматину эти жидкости давали наилучшие результаты. Разрезы готовились 5—10 μ.



Главный метод окраски, которым я пользовался,—гематоксилин + железные квасцы по М. Гейденгайну. Иногда я употреблял модификацию того же метода по Бенда; хорошие результаты в некоторых случаях (Pagurus) давала предварительная окраска Bordeauxrot по М. Гейденгайну[1]. При всех этих методах никогда нельзя надеяться на вполне верные результаты; приходится окрашивать на пробу возможно больше стекол с небольшими вариациями в окраске. Иногда из 10—15 препаратов только один удавался; но при полной удаче во всех клетках центральные тельца оказывались окрашенными, и у меня много таких препаратов, где на известных стадиях только центральные тельца окрашены в черный цвет, а все остальные части клетки раскрашены; именно в этом отношении для Pagurus протрава Bordeauxrot дала хорошие результаты. Само собой разумеется, что на таких отборных по отношению к центральным тельцам препаратах историю митохондриев проследить трудно; для этой цели надо брать препараты, менее раскрашенные.

Ядро на гематоксилиновых препаратах красится нередко так же интенсивно, как митохондрии, и часто его границы трудно определить. Последнего легко достигнуть при тройной окраске Бионди-Гейденгайна, которая для сулемовых препаратов удается безукоризненно. Я приготовлял эту краску по указаниям Мевеса в Encyclopedie der mikr. Technik. К сожалению, спустя год препараты значительно потускнели. Окраска митохондриев кристалл-виолетом по методу Бенда (Benda, Anatom. Anz., 1902) мне не удавалась. Дело в том, что Бенда употреблял этот метод после фиксировки осьмиевыми смесями, которая для моего объекта оказалась непригодной. Невозможно также фиксировать семенники Crustacea и в алкоголе, как рекомендует Бенда. А на постхромированных сулемовых препаратах окраска не давала желаемых результатов. Я весьма сожалею об этом, так как имел удовольствие видеть превосходные и единственные в своем роде препараты проф. Бенда, на которых диференцировка митохондриев была выражена весьма отчетливо.

[1] Я могу подчеркнуть это обстоятельство ввиду того, что такие выдающиеся и опытные гистологи, как Мевес и Бенда, не находят никаких выгод от предварительной прокраски. Очевидно, что теоретически весьма остроумно задуманный метод предварительной окраски (см. Heidenhain, Pflügers Archiv, 1902) на практике дает результаты лишь в немногих случаях, но здесь действительно удачные.

Наряду с разрезами я приготовлял также препараты цельных спермиев на покровных стеклах. Я размешивал немного спермиев из семенника или Rec. seminis в капле морской воды, фиксировал несколько минут в парах осьмиевой кислоты, подсушивал и затем окрашивал всего чаще по Бионди—Гейденгайну, или же золотил по Ранвье золотом с муравьиной кислотой. Окраска гематоксилином и железными квасцами удается плохо.

Наконец, во многих отношениях совершенно необходимо исследовать развитие на живых клетках, расщипывая семенники в кровяной сыворотке, морской воде или изосмотическом растворе. Только таким образом можно составить себе представление о развитии внешней формы спермия, что, впрочем, составляет предмет следующей главы. Митохондрии, в особенности непосредственно прилегающие к ядру, всего удобнее изучать именно на живых объектах. На некоторых стадиях превосходно видны здесь и центральные тельца, равно как и некоторые другие подробности, исчезающие на фиксированных объектах. Я особенно рекомендую этот простой метод исследования для изучения спермиогистогенеза и у других видов и не могу объяснить себе, почему этим методом так мало пользовались до сих пор. Все дело, конечно, в том, чтобы найти соответствующую индиферентную жидкость: по большей части достаточно изосмотического солевого раствора.

Что касается рисунков, то все они набросаны при помощи рисовального аппарата Аббе при двух различных увеличениях. Большинство рисунков при Apochr. Zeiss immers. 2 mm comp. Oc. 18. Tubus 16 cm на уровне подножки, стало быть при увеличении около 3 500 раз. Некоторые рисунки при comp. Oc. 6 и прочих равных условиях—увеличение около 1 400 раз. В моем распоряжении было три различных иммерсионных апохромата: 2 mm. Ap. 0,30 и 1,40 и 3 mm. Ap. 1,40. Каждая из этих иммерсий имеет свои особые достоинства и все удачно дополняют друг друга. В большинстве случаев, даже в Неаполе и в Виллафранке, я предпочитал работать с газовой ауэровской горелкой[1].

[1] Франсуаза Блох в своей последней монографии о спермиях Decapoda (F. Bloch—Contriqutios a l'étude des gametes et de la fécondation chez lez cratacсés décapodes, Travaux de la station zoologique de Wimmereux, т. XII, Paris, 1935) в нескольких местах высказывает сожаление о том, что я не даю точных измерений величины спермиев различных видов. Но все описанные мною спермии изображены на таблицах при совершенно точно указанных увеличениях. Достаточно измерить те или иные части на рисунках живых спермиев в миллиметрах и разделить на 1,4, чтобы получить точные размеры в микронах. При этом можно определить и пределы вариации этих размеров в зависимости от стадии развития и влияния внешней среды. (*Примечание автора к настоящему изданию.*)



Прибавлю, что хотя все рисунки за очень немногими исключениями я рисовал с определенных клеток, в большинстве случаев я мог бы выбрать для той же цели десятки соседних клеток того же препарата; это облегчало нередко мою задачу в том отношении, что я мог пополнить какую-либо второстепенную подробность по другим клеткам.

## 3. Общий очерк спермиогистогенеза

Общее представление о развитии спермия из сперматиды читатель получит всего проще, просмотрев рис. 9 *a—h* и 10 *a—e*, которые относятся к Galathea squamifera.

Рис. 9 *a* и *b* изображают последние стадии деления сперматоцитов 2-го порядка на сперматиды. Видно исчезновение центральных частей остатков веретена, которые и здесь, как в других случаях, никакой роли в спермиогистогенезе не играют. Полярные части веретена остаются и в продолжение долгого времени соединяют центральные тельца с ядром (рис. 9 *d*). Центральное тельце в каждом полюсе еще до окончательного расхождения сестринских сперматид делится на два (рис. 9 *e*). Центральные тельца с самого начала лежат у наружной поверхности сперматиды, и вокруг них никакого образования, которое можно было бы принять за центротеку, не замечается.

В теле клетки встречаются зерна двух родов, которые обозначены на рисунках светлосерым и темным цветом соответственно их действительной окраске на гематоксилиновых препаратах. Светлосерые зерна мы можем принять за м и т о х о н д р и и, темносерые я буду называть к а п с у л я р н ы м и или х в о с т о в ы м и зернами. На стадии, изображенной на рис. 9 *b*, мы замечаем постепенное слитие зерен каждого рода в два тела, м и т о х о н д р а л ь н о е и к а п с у л я р н о е, или х в о с т о в о е тело. Оба эти тела располагаются вскоре (рис. 9 *c*) по одной оси с ядром, причем митохондральное тело помещается в середине и тесно примыкает к ядру. Пара центральных телец постепенно перемещается на эту же ось, занимая место между митохондральным и капсулярным телами. На рис. 9 *f* и 10 *a—e* мы находим типичное для всех Decapoda подразделение сперматиды на три отдела: ядерный, митохондральный и капсулярный.

На следующих стадиях главный интерес наш сосредоточивается на истории центральных телец. Они размещаются по оси сперматиды, так что мы различаем между ними п р о к с и м а л ь н о е, обращенное к ядру, и д и с т а л ь н о е, обращенное к хвостовому телу. Проксимальное на следующих стадиях остается мало измененным, сохраняя свою шарообразную форму, но дистальное центральное тельце подвергается сложным

превращениям. Столь характерной при спермиогистогенезе обычного типа осевой нити, свободно выступающей из клетки, ни на этой, ни на иных стадиях из дистального центрального тельца не вырастает. Само же дистальное центральное тельце сначала несколько сплющивается и превращается в диск, лежащий как раз по границе между митохондральным и капсулярным телами (рис. 9 *g*). Этот диск превращается далее в конус, острием вдающийся в капсулярное тело (рис. 9 *h*). Позидимому, центральная часть диска при этом обособляется и отходит назад (дистально, далее от ядра) в виде особого зерна, а остальная часть диска, остающаяся по оси спереди (т. е. проксимально, ближе к ядру), получает форму колечка, как это мы видим на рис. 9 *g*. Позднее и отделившаяся задняя часть дистального центрального тельца превращается в колечко (рис. 10 *a*), и на этой стадии мы находим центральные тельца выраженными совершенно так же, как у саламандры (ср. рис. 3 *i*, стр. 60); другими словами, мы находим здесь проксимальное центральное тельце в виде зерна и распавшееся на два колечка—переднее и заднее—дистальное центральное тельце. Передняя часть дистального центрального тельца сохраняет форму колечка до окончания развития спермия и неизменно остается на границе между митохондральным и капсулярным телом (рис. 10 *c*, *d*, *e*), а заднее колечко дистального центрального тельца превращается в трубочку, которая постепенно растет по оси сперматиды внутри капсулярного тела (рис. 10 *a*—*c*). Эта трубочка принимает мало-помалу и более сложную структуру, которая проявляется в сложном процессе выбрасывания капсулы; этот процесс будет описан в третьей главе настоящей работы, а пока мы можем лишь обратить внимание читателя на рис. 10 *d* и 10 *e*, где показано сложное строение выброшенного заднего отдела дистального центрального тельца.

Нам остается очертить в нескольких словах развитие остальных органов сперматиды. Ядро несколько удлиняется и постепенно принимает сложную форму, которая может быть изучена только на живых клетках (рис. 11 *h*). Митохондральное тело, долгое время сохраняющее свой зернистый характер, развивает три постепенно вытягивающихся отростка (рис. 10; рис. 11 *a*—*g*). Окружающие ядро со всех сторон тонким слоем митохондральные зерна слагаются в сеть эластичных волокон, определяющих форму ядра (подробности этого процесса будут описаны во второй главе). Капсулярное тело постепенно диференцируется в хвостовую капсулу, в которой в зрелом спермии мы замечаем две хитиновых трубки, наружную и внутреннюю, облекающую задний отдел дистального центрального тельца (см. особенно рис. 10 *c*).

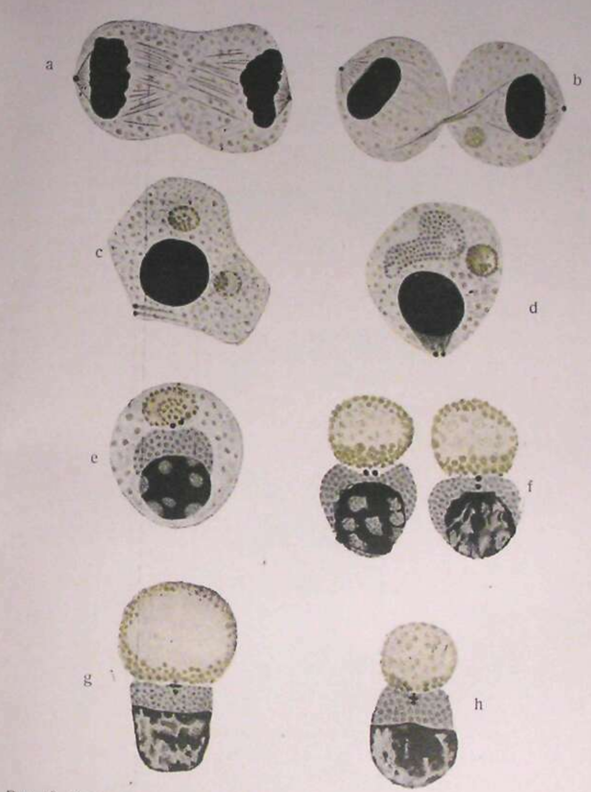



Рис. 9. Спермиогистогенез Galathea squamifera. Разрезы окрашены желез. гематоксилином Гейденгайна. Увелич. 3500 раз (апохр. Цейсса 2 мм. комп. ок. 18).

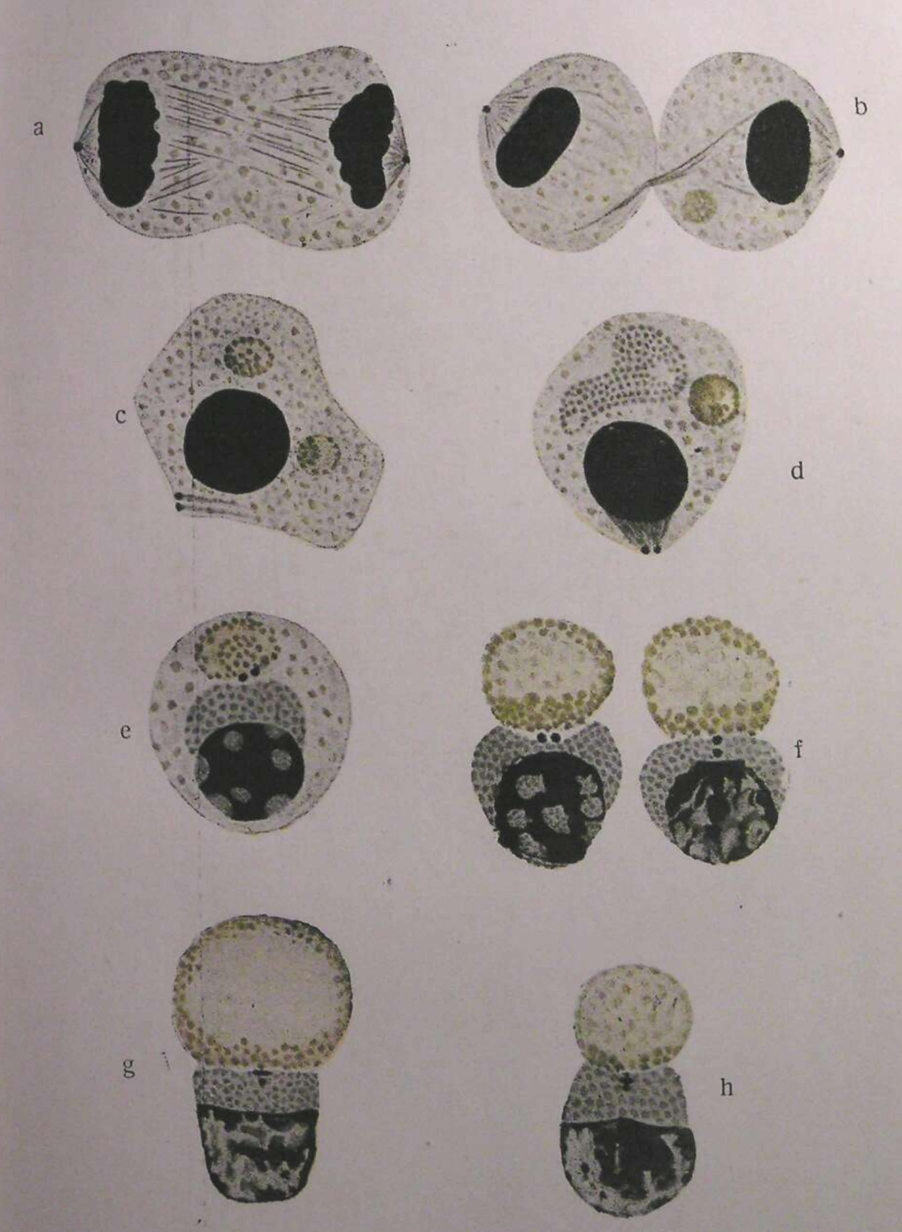



Рис. 9. Спермиогистогенез Galathea squamifera. Разрезы окрашены железн. гематоксилином Гейденгайна. Увелич. 3500 раз (апохр. Цейсса 2 мм, комп. ок. 18).

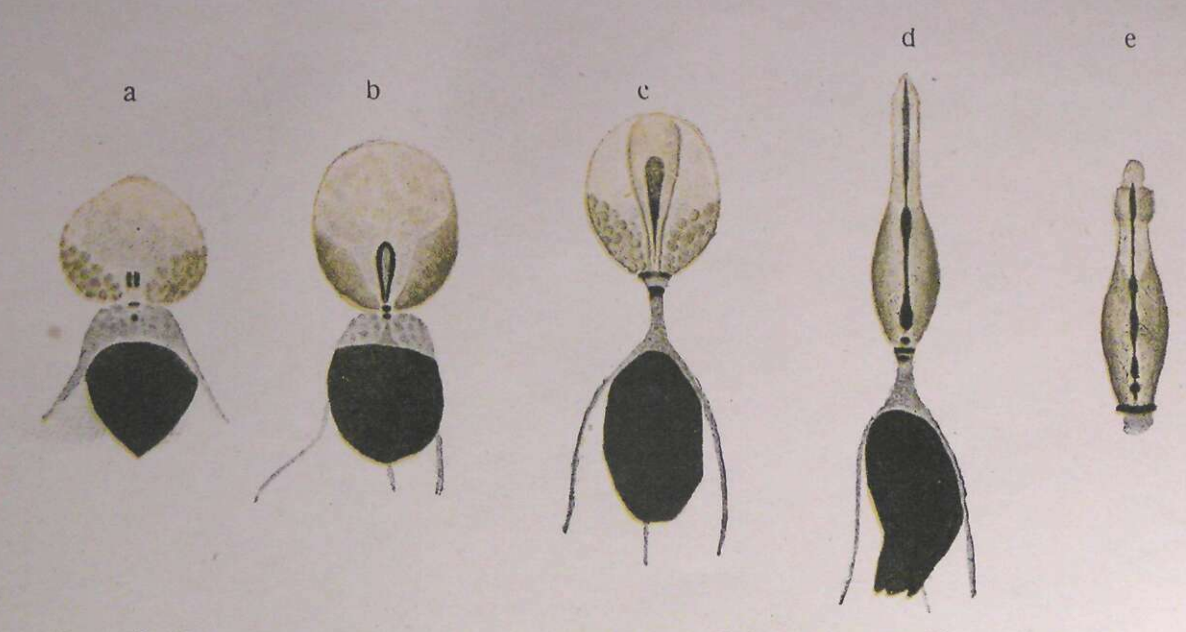



Рис. 10. Последние стадии созревания спермия Galathea squamifera. Методика и увеличение, как на рис. 9.

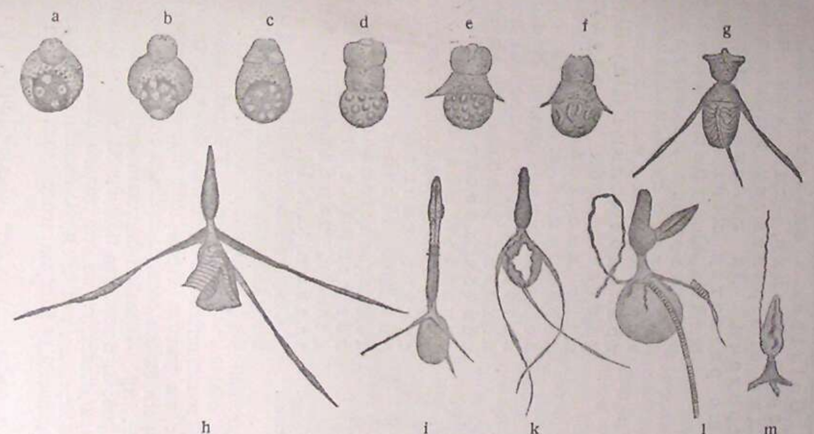



Рис. 11. Спермиогистогенез и спермии Galathea squamifera. Увелич. 1 400 раз (Апохр. Цейсса 2 мм, комп. около 6).

a—g— живые сперматиды в лимфатической жидкости; b—c—оптические разрезы; h—зрелый спермий в лимфатической жидкости; i—спермий с нормально выкинутой капсулой и вытянутым дистальным центральным тельцем; k—m спермии после суточной мацерации в 9,2% лимоннокислом калии; k—отпали все три обруча и головка раздулась в шар; l—отпавшие обручи-головки укоротились, скелетные нити шейных отростков свернулись в спирали, внутренняя трубка капсулы ненормально выброшена в сторону; m—видны три обруча капсулы, из которых один отлетел в сторону и выпрямился.

Сравнивая процесс спермиогистогенеза у Galathea и у других форм, для которых этот процесс был описан ранее, мы естественным образом приходим к следующему заключению относительно подразделения спермиев Decapoda на отделы (рис. 12). Спермий Galathea оказывается лишенным перфоратория, так как ни на одной стадии его развития мы не замечаем центротеки. За головкой (*Cp*) следует хорошо развитая шейка (*Cl*) с тремя шейными отростками. Она развивается из митохондрального тела и содержит в себе проксимальное центральное тельце (*c. a.*). Шейка отделяется от следующего хвостового отдела перемычкой, которая слабо красится (рис. 10 *e*) и по которой всего легче происходит разрыв спермия, причем хвостовая капсула отпадает. Эта капсула (*cd*) морфологически соответствует хвосту сперматозоидов обычного типа и содержит дистальное центральное тельце с его двумя отделами, передним (*c. p.*I) и задним (*c. p.* II).



Рис. 12. Зрелый спермий Galathea (схема).

Существенное отличие спермия Galathea сказывается только в трех признаках: 1) в отсутствии перфоратория, который, однако, и в сперматозоидах обычного типа, как, у Teleostei, может отсутствовать; 2) в значительном развитии шейки с ее отростками; но, как мы увидим далее, этот признак непостоянный, и у Brachyura шейка развита слабо, а с другой стороны, у Helix (рис. 6, стр. 64) шейка сперматозоида достигает еще больших размеров; 3) в том, что подвижной хвост видоизменен в хитиновую капсулу; но это только физиологическое отличие, да и то нерезкое, так как и у Decapoda, как мы увидим в третьей главе, хвостовая капсула играет роль главного органа движения.

Установив в настоящем отделе общие факты, мы можем перейти к детальному описанию развития отдельных органов сперматиды при спермиогистогенезе различных Decapoda.



### 4. Развитие центральных телец

Ранние стадии развития центральных телец, которые весьма легко с полной ясностью установить на многих моих препаратах, относящихся к Galathea squamifera и strigosa, мне не удалось увидать с той же достоверностью у других Decapoda, у которых на этих стадиях центральные тельца красятся приблизительно так же интенсивно, как митохондрии.

Относительно положения центральных телец на этих стадиях (рис. 9 *a—d*) можно отметить следующее. Они всегда лежат на самой поверхности клетки, и если иногда представляются отступающими от края, то это—кажущееся явление, зависящее от того, что они лежат выше или ниже оптического разреза. Оба тельца пока совершенно одинаковы; ввиду отсутствия осевой нити еще нет диференцировки на проксимальное и дистальное. Я не думаю, что следовало бы придавать большое значение заметному на большинстве рисунков соединению центральных телец с ядром при помощи остатков полярной части веретена; для меня оно служило только прекрасным признаком, чтобы установить непрерывность в развитии центральных телец от рис. 9 *a* до рис. 9 *e*. Иногда, однако, такое соединение не заметно, что я изображаю на рис. 9 *c*, где центральные тельца помещаются в особом выступе на поверхности клетки и от каждого из них кнутри отходит нить; в таком же виде центральные тельца особенно часто наблюдаются и в молодых сперматоцитах 1-го порядка у Galathea.

Первоначально центральные тельца располагаются поперек оси или наискось, но затем занимают постоянное положение вдоль оси. В этом отношении поучителен рис. 9 *f*, изображающий две соседних на препарате сперматиды. Только у левой обозначается впервые различие между проксимальным и дистальным центральными тельцами.

Проксимальное центральное тельце у всех исследованных мною форм до окончания развития изменяется мало, удерживая форму более или менее шарообразного, иногда сплющенного зерна, причем и размеры его обыкновенно не изменяются. В зрелом спермии Galathea это центральное тельце окрашивается обыкновенно слабо, или, точнее, его трудно диференцировать между легко чернеющими от гематоксилина митохондриями шейки, которая здесь значительно длиннее, чем в большинстве других случаев. Наиболее часты картины, подобные изображенной на рис. 10 *c*, где слабо окрашенный перехват отделяет особенно черный задний конец шейки от переднего колечка дистального центрального тельца. Есть основание думать, что проксимальное центральное тельце притягивается

здесь по шейке к самому ядру; к такому заключению подают повод картины вроде рис. 10 *b*.

У большинства других Decapoda изучение судьбы проксимального центрального тельца не представляет затруднения, так как шейка в центральной части очень укорачивается, причем ядро и капсулярное тело (соотв. капсула) почти соприкасаются между собою по оси сперматиды (соотв. спермия). В этом-то пункте кажущегося соприкосновения и помещается проксимальное центральное тельце, которое, таким образом, не может быть затемнено окружающими митохондриями. Особенно легко проследить судьбу проксимального центрального тельца у Pagurus striatus (рис. 14 *a—i*; на рис. 13 *f* оно слишком перекрашено, а потому кажется больше нормального). Также ясно оно видно у крабов (рис. 18) и у Homarus vulgaris (рис. 16), где, впрочем, иногда плохо окрашивается.

Так называемые центросомальные нити, которые были описаны Мевесом для морской свинки и которые соединяют проксимальное центральное тельце с дистальным, могут быть указаны и здесь всегда в единственном числе. У Galathea я замечаю их только на ранних стадиях (и то не всегда) в форме широкого слабо окрашивающегося тяжа (рис. 10 *c*, 10 *d*). Превосходно развито это образование у Pagurus striatus на ранних стадиях в виде такого же широкого тяжа, позднее в виде длинной тонкой нити (рис. 13 *f*) [см. также у Homarus vulgaris (рис. 16 *f*) и у крабов (рис. 18 *a*, *b*)].

Переходя к дистальному центральному тельцу, мы заметим прежде всего, что его распадение на передний и задний отделы не всегда так ясно выражено, как у Galathea; впрочем, и при развитии спермиев обычного типа оно часто опускается (ср. Helix, рис. 6, стр. 64 и Bombinator, рис. 8, стр. 66). Если у Galathea передний отдел дистального центрального тельца в некоторых сперматидах представляется не в виде кольца, а в виде такого же зернышка, как проксимальное центральное тельце (рис. 10 *b*), то я склонен видеть в этом следствие консервировки. Весьма ясно виден передний отдел дистального центрального тельца в форме обособленного кольца у Maja verrucosa (рис. 18 *f*). Но в других случаях этот отдел не обособляется вполне от остальной части дистального центрального тельца, которое проходит длинный ряд изменений и подвергается весьма сложной диференцировке. Мы рассмотрим теперь развитие этого центрального тельца у Pagurus striatus.

На рис. 13 *d—f* мы видим постепенное разрастание дистального центрального тельца; вначале оно по величине еще равно проксимальному, но мало-помалу оно наливается, как капля жидкости, пузырек или точнее—как искусственная клеточка Траубе. И как в последней, мы замечаем здесь по крайней мере

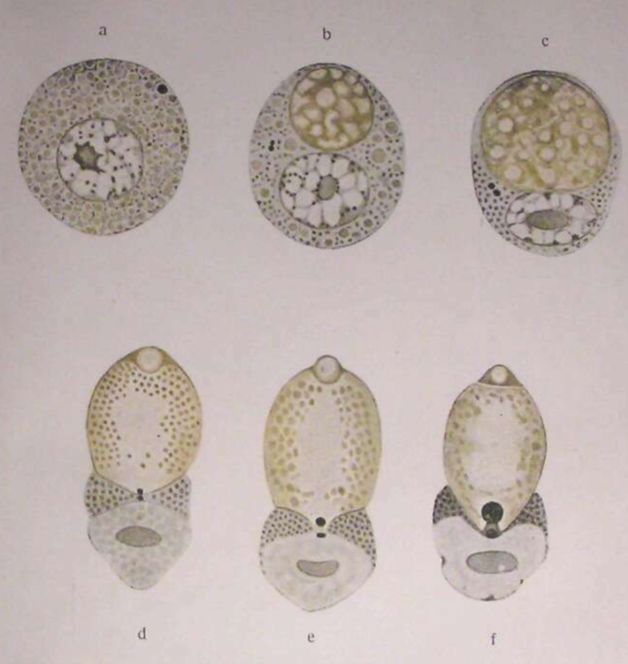



Рис. 13. Спермиогистогенез Pagurus striatus. Окраска разрезов железн. гематоксилином по Гейденгайну. Увелич. 3500 раз (апохр. Цейсса 2 мм, комп. ок. 18).

a—c—ранние стадии развития сперматид: передвижение центральных телец, слитие капсулярных зерен в капсулярное тело; d—f—трехчленные сперматиды с диференцировкой на капсулярный, митохондральный и ядерные отделы.

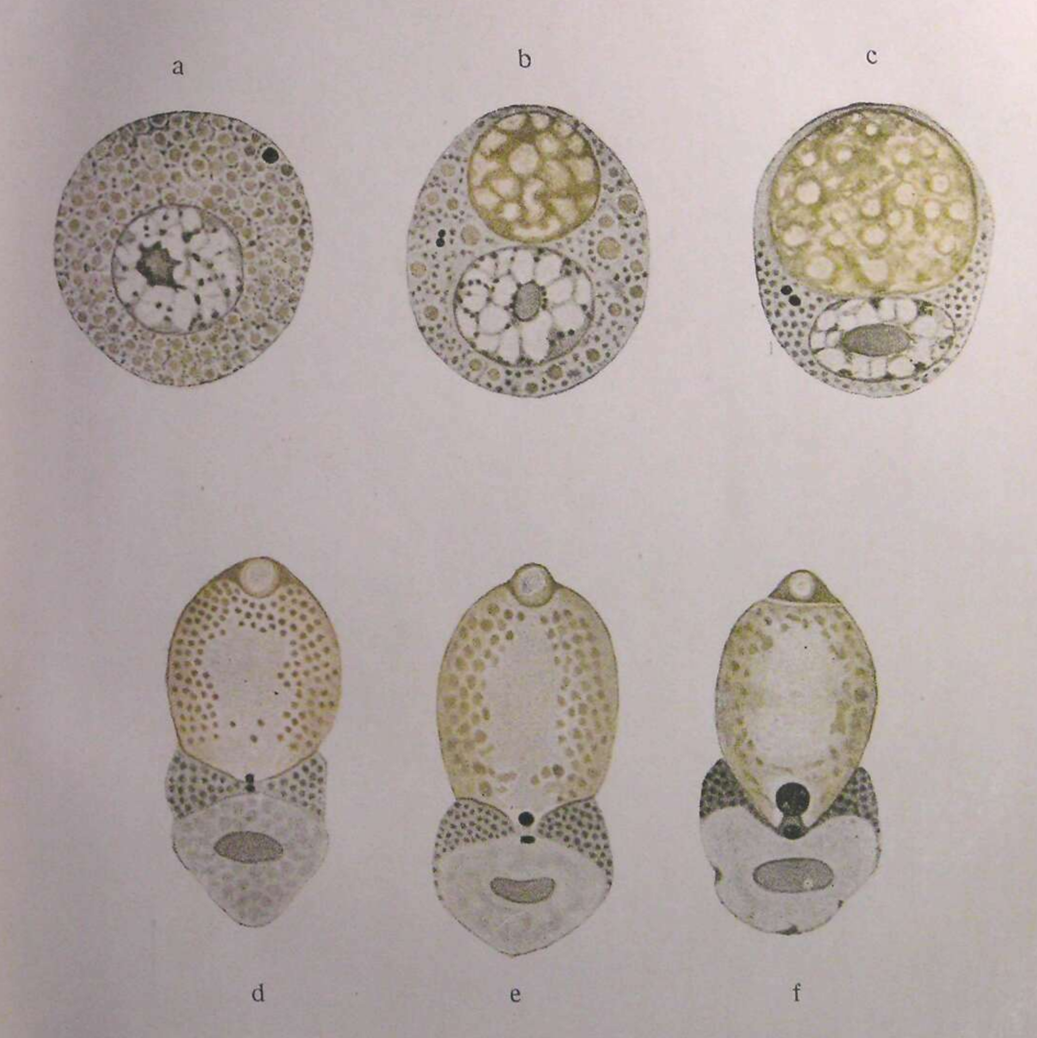



Рис. 13. Спермиогистогенез Pagurus striatus. Окраска разрезов железн. гематоксилином по Гейденгайну. Увелич. 3500 раз (апохр. Цейсса 2 мм, комп. ок. 18).

а—с—ранние стадии развития сперматид: передвижение центральных телец, слитие капсулярных зерен в капсулярное тело; d—f—трехчленные сперматиды с диференцировкой на капсулярный, митохондральный и ядерные отделы.

a b e f g h i

c d

Рис. 14. Созревание спермия Pagurus striatus; методика, как на рис. 13.

a—d—диференцировка дистального центрального тельца; e—зрелый спермий; f—с ненормально выброшенной капсулой; видно лишь выкинутое центральное тельце со спиральной структурой; g—i—неполно выкинутые центральные тельца.

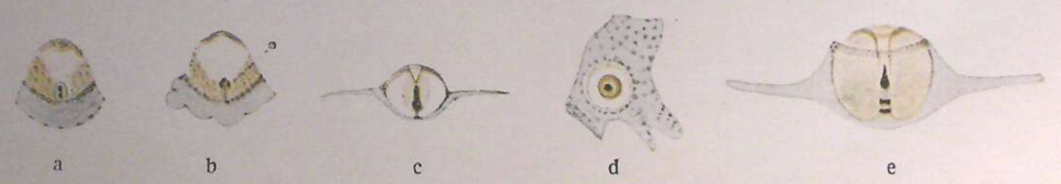



Рис. 15. Спермиогистогенез и спермии краббов. Окраска разрезов железным гематоксилином по Гейденгайну. Увелич. 3500 раз.

a—d—Portunus corrugatus спермиогистогенез (a, b) и зрелый спермий (c—d); e—зрелый спермий Maja squinado.

на более поздних стадиях после соответствующей раскраски (рис. 14 *a—b*) две разных составных части: наружную, прочнее удерживающую краску оболочку из более плотного вещества, и внутреннее слабее окрашивающееся «жидкое» содержимое (корковое и сердцевинное вещество центрального тельца). При дальнейшем росте центрального тельца его внутреннее слабо окрашивающееся содержимое все более и более наливается, а корковый слой подвергается диференцировке. И прежде всего мы различаем здесь два отдела: передний отдел в виде утолщенной чаши и задний в виде такой же опрокинутой чаши, но с более тонкими стенками (рис. 14 *b—e*). Я думаю, что мы можем эти два отдела гомологизировать с двумя отделами дистального центрального тельца у Galathea тем более, что передний отдел вскоре превращается точно так же в кольцо; позднее это единственное кольцо распадается на два (рис. 14 *d*), хотя такое распадение видно лишь в редких случаях, а по большей части это кольцо представляется и во взрослом спермии однородным (рис. 14 *e*). Что касается заднего отдела, то он, не теряя тесной связи с передним, вытягивается, как у Galathea, в длинную трубочку (рис 14 *c*, *d*, *e*). Я называю этот отдел трубочкой, хотя на самом деле он представляет собою цилиндрическую палочку; но трубчатая стенка этой палочки по своей окраске и, вероятно, по своей плотности отличается от жидкого содержимого. Если мы сравним строение этого центрального тельца у зрелого спермия (рис. 14 *e*) с несколько более ранней стадией (рис. 14 *d*), то мы увидим, что оно стало несколько компактнее и стройнее, кроме того, оно сильнее красится. Кроме двух отмеченных выше отделов, переднего и заднего, мы в нормальном покойном зрелом спермии обыкновенно не в состоянии различить никаких иных подробностей. Но наряду с такими «покойными» спермиями на препаратах попадаются иногда спермии с «выброшенными капсулами». Как я постараюсь показать в третьей главе, это выбрасывание капсулы составляет важный физиологический акт в жизни спермия и играет большую роль в процессе оплодотворения. При выбрасывании капсулы выбрасывается, вытягивается и дистальное центральное тельце, причем выясняется скрытая ранее сложная структура его, которую мы замечаем на рис. 14 *f—i*; на рис. 14 *f* изображен весь спермий с выброшенной капсулой, на остальных—только выброшенные центральные тельца. Мы видим, что при этом процессе наиболее существенное вытягивание приходится обыкновенно на долю заднего отдела дистального центрального тельца. Его корковый слой, как оказывается, представляет собой не трубочку, а изящную спираль, обороты которой до выбрасывания тесно сближены (рис. 14 *i*). Иногда при выбрасывании спираль распадается

на отдельные кольца, как на рис. 14 *g* (распадение, может быть, только кажущееся). Передний отдел дистального центрального тельца по большей части так и остается однородным колечком. Проксимальное центральное тельце при выбрасывании капсулы совершенно не изменяется, но центросомальная нить между ним и дистальным центральным тельцем иногда сильно вытягивается (рис. 14 *i*), причем и в ней оказывается более тонкая (спиральная?) структура.

Сходно с Pagurus совершается развитие дистального центрального тельца и у Portunus corrugatus (ср. рис. 15 *b*, *c* с рис. 14 *c*, *e*). Приблизительно то же мы замечаем и у Homarus vulgaris. Только здесь обособление обоих отделов дистального центрального тельца совершается позднее, после того, как все оно примет вид вытянутого столбика (рис. 16 *e*). В зрелом спермии (рис. 16 *f*) мы замечаем, что дистальное центральное тельце представляет собою цилиндр с двумя концевыми булавовидными расширениями: переднее из этих расширений, связанное ясно выраженной центросомальной нитью с проксимальным центральным тельцем, мы можем, повидимому, признать за гомолог переднего отдела дистального центрального тельца (колечка). На рис. 16 *g*, *h*, *i* я изобразил несколько форм выброшенных центральных телец Homarus vulgaris. Эти картины доказывают, что дистальное центральное тельце и здесь имеет чрезвычайно сложную структуру, хотя эта структура не так ясна, как у Pagurus striatus. Мне кажется вероятным объяснить эту неясность менее удачной консервировкой спермиев омара. На рис. 16 *i* значительная часть дистального центрального тельца оказывается распавшейся на колечки, как на рис. 14 *g* у Pagurus (вряд ли можно сомневаться, что рис. 14 *g* соответствует менее удачной консервировке, чем рис. 14 *f*). На рис. 16 *h* колечки оказываются связанными между собой, образуя как бы ряд пузырьков. Рис. 16 *g* соответствует еще более ранней стадии, самому началу процесса выкидывания; при помощи раскраски удалось обнаружить здесь длинный ряд различных сегментов.

У Galathea squamifera как в переднем, так в особенности в заднем отделе дистального центрального тельца точно так же замечается диференцировка на корковое и сердцевидное вещество (см. в особенности рис. 10 *a*, *b*). И здесь картины выкидывания капсулы обнаруживают сложную структуру заднего отдела дистального центрального тельца (рис. 10 *d*, *e*): мы замечаем разделение на длинный ряд сегментов. При рассматривании препарата возникает такое представление, как будто здесь задний отдел дистального центрального тельца образован трубочкой с двойными стенками; при выбрасывании внутренняя трубочка, более тонкая, выскакивает из наружной. Однако

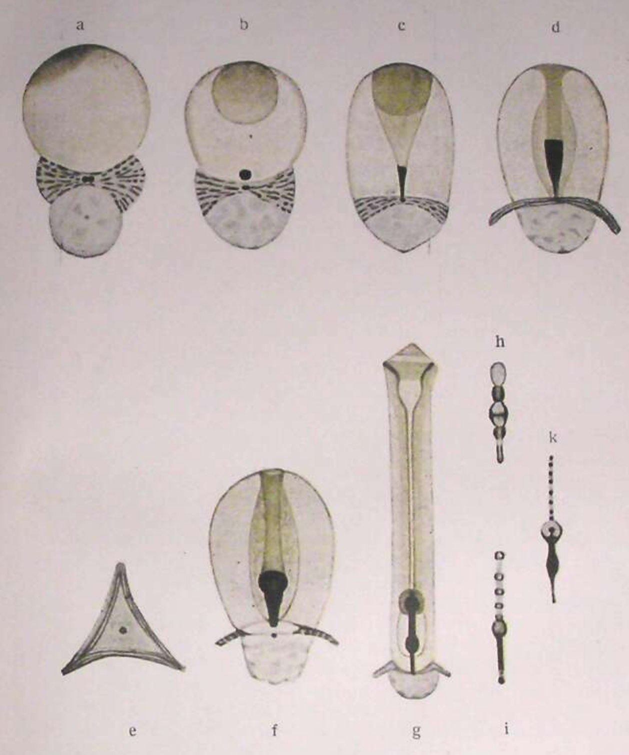



Рис. 16. Спермиогистогенез Homarus vulgaris по окрашенным разрезам. Увелич. 3500 раз.

a—e—трехчленные сперматиды; f—зрелый спермий; g—i—различные формы выкинутых при взрыве капсулы центральных телец.

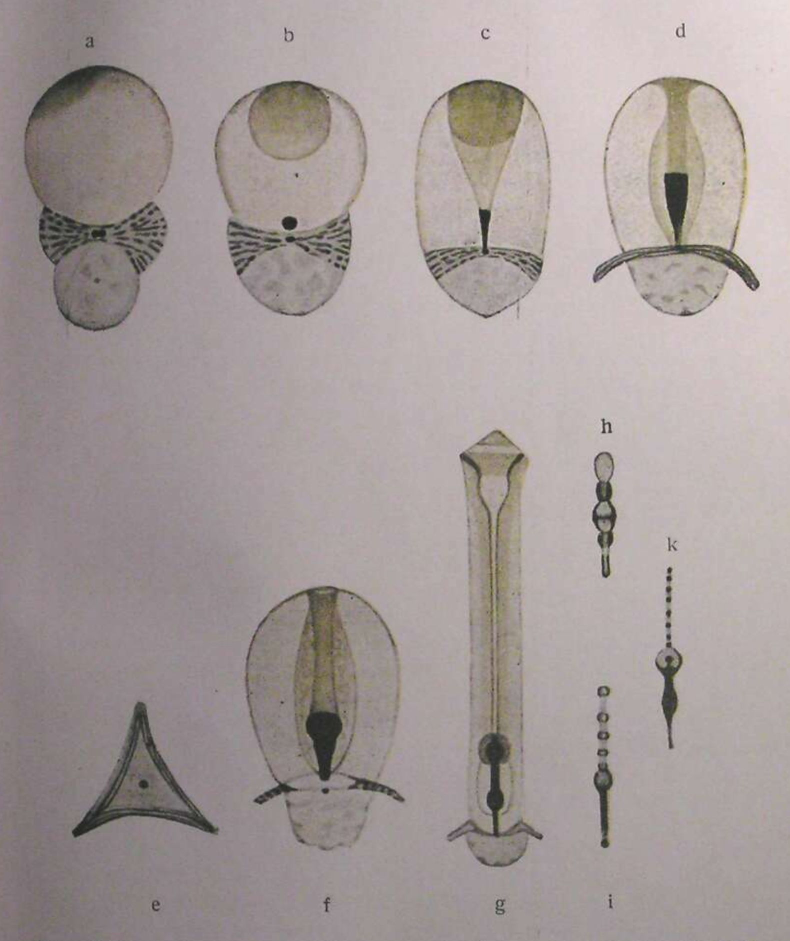



Рис. 16. Спермиогистогенез Homarus vulgaris по окрашенным разрезам. Увелич. 3500 раз.

a—e—трехчленные сперматиды; f—зрелый спермий; g—i—различные формы выкинутых при взрыве капсулы центральных телец.

я не берусь дать точного объяснения этих картин; укажу только, что на выброшенных живых спермиях замечается иногда поперечная полосатость (спиральная структура?) выкинутого центрального тельца.

* * *

История развития центральных телец на ранних стадиях, в особенности у Galathea, настолько близко подходит к тому, что нам известно о судьбе центральных телец в других случаях спермиогистогенеза, что тождество этих образований стоит вне сомнения. Отличия, наблюдаемые у Decapoda, сводятся к трем главным: во-первых, дистальное центральное тельце, особенно его задний отдел, чрезвычайно разрастается; во-вторых, оно обнаруживает здесь разделение на корковое и сердцевидное вещество и сложную, структуру коркового вещества; наконец, в-третьих, в связи с центральными тельцами не развивается осевой нити.

Что касается первого из этих отличий, то оно не является резким. И при развитии спермиев обычного типа центральные тельца могут достигать иногда значительных размеров. Достаточно указать хотя бы на разрастание проксимального центрального тельца у Salamandra по Мевесу (Meves, 1897; рис. 3, стр. 60) или у селахий (Lenhossek, Suzucki). Да и дистальное центральное тельце у саламандры и, например, у Paludina (рис. 7, стр. 65) сильно разрастается если не в ширину, так в длину.

Сложная структура дистального центрального тельца представляет, несомненно, приспособительный физиологический признак и не может возбуждать никаких сомнений с морфологической стороны. До сих пор, насколько мне известно, нигде не была описана диференцировка в центральном тельце сердцевинного и коркового вещества, которую, конечно, можно подметить лишь при достаточных размерах центрального тельца. Если мы поставим вопрос несколько иначе и будем говорить о жидком и твердом составном веществе центральных телец (во второй главе я постараюсь показать, что эти обозначения действительно выражают сущность явления), то указания на подобные факты мы найдем в литературе. Именно, когда центральные тельца превращаются в «микроцентры», т. е. кучки центральных телец, то в этих последних твердые, очевидно, зерна оказываются связанными, слабее окрашивающимся, вероятно, жидким веществом (Heidenhain, F. Meves). Точно

так же и «центросомы» Бовери представляют собой сложные образования, в которых твердые части (центриолы) играют второстепенную роль в сравнении с правильными кольцевидными и лучистыми фигурами жидкого вещества (или гидрожела).

Превращение центрального тельца в спираль может показаться настолько малосоответствующим обычному представлению о центральном тельце, что, пожалуй, возникнет сомнение, не ошибочно ли отношу я здесь к центральному тельцу образование спирали, которая часто развивается вокруг центрального тельца из митохондриев? Такое предположение я должен решительно отвергнуть, так как оно возникло и у меня, и я подверг его самой тщательной проверке. И я не вижу, почему сложная диференцировка центральных телец могла бы в настоящее время показаться необычной после того, как мы уже привыкли к превращению центральных телец в палочки, угольнички, колечки, восьмерки или после того, как Мевес показал нам сложную картину развития центральных телец при спермиогенезе морской свинки (рис. 4, стр. 61).

Отсутствие осевой нити стоит, очевидно, в связи с неподвижностью спермия Decapoda. Еще Гробен (Grobben) дал этому факту более широкое толкование. У Decapoda, повидимому, в связи с развитием хитина стоит отсутствие мерцательного эпителия; а жгут по своему происхождению, как это доказано в особенности новейшими исследованиями, соответствует мерцательной ресничке. Правда, у других Arthropoda, например, у насекомых, развитие хитина и отсутствие мерцательного эпителия не повело за собой уничтожения подвижности спермиев; но отмечу я, у Decapoda сами спермии выделяют хитин и, может быть, именно поэтому потеряли подвижные жгуты, а вместе с ним и осевые нити[1].

[1] Ф. Блох в предварительном сообщении (C. R. Soc. biol., t. 109, p. 685, 1932) отнеслась с недоверием к описанной мною истории развития центральных телец в формировании осевого аппарата капсулы спермиев. В спермиогенезе рака отшельника Diogenes она приписала этому осевому аппарату «цитоплазматическое» происхождение. Лишь позднее она убедилась, что и здесь осевой аппарат капсулы развивается из «проксимальной и дистальной центросомы» (Монография 1935 г., см. прим. на стр. 68 настоящей книги). Многие тонкие особенности структуры осевого аппарата капсулы, изображенные и описанные мною, ускользнули от внимания Ф. Блох. Хотя этот автор, повидимому, очень высоко оценивает успехи микроскопической техники за 30 лет, прошедших со времени опубликования моей работы, однако, сравнивая мои рисунки с рисунками Ф. Блох, я нахожу скорее регресс, чем прогресс. Я осмеливаюсь утверждать, что в моем распоряжении тридцать лет назад находились препараты нисколько не хуже, а, может быть, даже и лучше зафиксированные и окрашенные, чем у Ф. Блох. (*Примечание автора к настоящему изданию.*)



## 5. Развитие митохондриев

Историю развития этих важных органов сперматиды я не могу изложить с такой же уверенностью, как историю развития центральных телец: наши сведения о последних и во всех других случаях значительно более определенны. Моя задача была бы облегчена, если бы мне удалось применить к моему объекту окраску Бенда, с которой этот исследователь достиг столь ясных результатов. Как я указал, однако, во 2-м отделе настоящей главы, эта окраска для спермиев Decapoda не применима. Отмечу, впрочем, что Мевес, который наряду с Бенда расширил наши познания о митохондриях, совершенно не прибегал к этой окраске и пользовался, как и я в настоящей работе, методом Гейденгайна.

Что такое митохондрии? Это прежде всего образования, окрашивающиеся по методу Бенда, который ввел и самый термин. Но в настоящее время мы вполне определенно знаем, что на одной окраске нельзя основывать характеристику клеточного органа. Кажется, наиболее определенные результаты в этом отношении дает нам окраска хроматина основными красками, например, метилгрюном. Но мы знаем, что в ядрах овоцитов и нервных клеток, а равно и в некоторых других случаях хроматин окрашивается не основными, а кислыми красками (окси-хроматин Гейденгайна). Стало быть, одно и то же вещество, подвергшееся, вероятно, лишь второстепенным химическим превращениям, может совершенно различно относиться к краскам. И это даже в том случае, если мы будем придерживаться химической теории окраски Гейденгайна, а не физической теории Фишера.

С морфологической стороны митохондрии характеризуются тем, что это—такие зернистые образования, которые обыкновенно слагаются в нитеобразные ряды (μίτος—нить и χόνδρον—зерно). В некоторых случаях, согласно Бенда, зернистые структуры и совсем исчезают: ряды зерен превращаются в нити—«хондромиты».

Во второй главе я остановлюсь на этом обстоятельстве и постараюсь показать, что митохондрии суть такие зернистые образования, которые обладают способностью образовать твердые, имеющие определенную форму и обусловливающие форму клетки эластичные нити.

Наконец, есть еще третья, также морфологическая или, скорее, спермиогистогенетическая точка зрения на митохондрии. При спермиогистогенезе митохондрии слагаются в особое митохондральное тело (Nebenkörper Мевеса); это тело принимает участие в образовании частью шейки, частью связующего отдела хвоста, хотя, просматривая литературу, и убеждаешься, что

судьба митохондрального тела прослежена далеко не во всех подробностях.

* * *

Тело молодой сперматиды Galathea оказывается совершенно переполненным зернами, между которыми мы различаем, как уже указано выше, два резко отличных рода: митохондральные более мелкие и более крупные—капсулярные. Кроме величины в типичном случае те и другие зерна на препарате не менее резко отличаются по своей окраске, чем это показано на рисунках (рис. 9—10). В других случаях, однако, это отличие по окраске сглаживается, и так как и по величине встречаются нередко переходы, то различить между собой зерна обоих типов бывает трудно. Более благоприятный объект для исследования митохондриев на этой стадии представляют раки отшельники, так как здесь различие по величине и окраске выражено весьма резко (рис. 13—14). Капсулярные зерна здесь особенно крупны и на живом объекте имеют вид сильно преломляющих свет блестящих капель, между тем как митохондральные зерна гораздо мельче и кажутся темными (рис. 17*b*). Вообще, как мы увидим и ниже, изучение живого объекта для митохондриев, может быть, наилучший метод.

У Galathea и Paguridae митохондрии уже в молодой сперматиде и при делении сперматоцитов 2-го порядка оказываются разбросанными по всему телу клетки. В других случаях—у крабов, у Scyllarus и пр.—они бывают собраны здесь в несколько крупных, сильно окрашивающихся телец, которые лишь позднее распадаются на зерна. Впрочем, сам по себе весьма интересный вопрос о происхождении митохондриев нас здесь занимать не будет.

Митохондрии собираются постепенно в особое тело, которое в трехчленной сперматиде занимает место между ядром и капсулой. При исключительном изучении консервированных и окрашенных препаратов может показаться, что на рассматриваемой «трехчленной» стадии митохондральные зерна сосредоточены исключительно в среднем шейном членике, между тем как передний отдел занят исключительно ядром, а задний—исключительно капсулой. Но это положительно неверно, так как на живых объектах удается ясно констатировать присутствие плазматической оболочки и вокруг ядра и вокруг капсулы. В окружающей ядро тонкой плазматической оболочке на живых сперматидах видны зерна, которые я изображаю на рис. 17 *d* и сл. Увидать с полной ясностью эти зерна и на консервированных препаратах мне не удавалось: они слишком тесно прилежат к ядру и окрашиваются одинаково интенсивно. Но для более ранних стадий захождение митохондриев и вне-



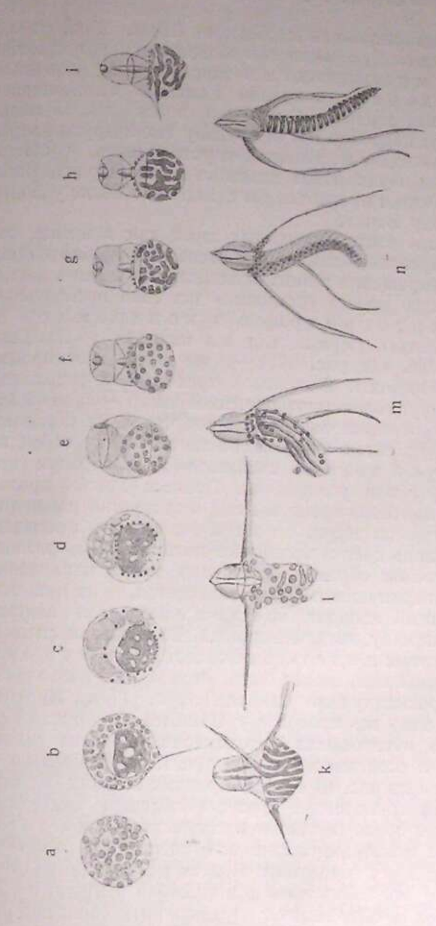



Рис. 17. Спермиогистогенез Eupagurus prideauxii из семенников, расщипанных в лимфатической жидкости.
a, e—m вид развивающихся сперматид с поверхности; b—d оптические разрезы ранних сперматид; n, o—зрелые спермии в гипертоническом 10% растворе поваренной соли.

ред от ядра заметно на рис. 9 *c, f* табл. 1 (Galathea) и на рис. 13 (Pagurus).

В своем предварительном сообщении (Anat. Anz., 1903) я не счел возможным с уверенностью сблизить эти окружающие головку зерна с митохондриями и я описал их под названием г о л о в н ы х  з е р е н, сохранив название митохондриев только за шейными зернами. С тех пор, в особенности после того, как я более подробно изучил судьбу тех и других зерен на живых сперматидах, мои сомнения устранились, и я оставляю за зернами обоих родов название митохондриев, хотя, признаюсь, я все-таки предпочел бы сделать это после удачной окраски по методу Бенда.

Большая часть митохондральных зерен как в шейке, так и вокруг ядра превращается в нити. Особенно удобно наблюдать процесс превращения в нити околоядерных зерен в живых сперматидах. Здесь можно установить два типа превращения зерен в нити (м и т о х о н д р и е в  в  х о н д р о м и т ы по номенклатуре Бенда). Первый тип мы находим у Galathea, Munida, Paguridae. На рис. 17 *e—k* мы видим этот процесс у Eupagurus Prideauxii. В молодой трехчленной сперматиде мы замечаем вокруг головки ограниченное число—около 40 блестящих зерен. Эти зерна растут, причем число их несколько увеличивается (*f*); затем они складываются между собой попарно или по три и начинают сливаться (*g, h*), образуя гиреобразные фигуры или угольнички. Процесс слития продолжается далее; некоторое время мы еще в состоянии различить, что нити сложены из зерен, но затем зернистость пропадает, и перед нами лишь слегка волнистые нити, которые расположены определенным образом более или менее параллельно друг другу. Нити эти постепенно утоньшаются, и из них складывается сложный аппарат «ф о р м а т и в н ы х» волокон, головки, мало-помалу вытягивающийся. Во взрослом спермии, этот аппарат, этот «с к е л е т» головки состоит из трех продольных нитей и одной или, может быть, нескольких расположенных к ним перпендикулярно спиралей (рис. 17 *n*). Картины, относящиеся к тому же процессу у Galathea, см. рис. 13 *e, f*.

Другой тип образования митохондральной сети головки распространен в особенности у Brachyura. Я изображаю его у Maja verrucosa на рис. 18 *a—e*. На ранних стадиях мы видим здесь те же немногочисленные круглые блестящие зерна (*a, b*). Мало-помалу эти зерна начинают вытягиваться, так что в оптическом разрезе перпендикулярно оси сперматида принимает вид звезды, сначала с короткими, а затем постепенно удлиняющимися лучами (*c*). Сближаясь между собой в пучки по 2—3 или более, такие вытянувшиеся из зерен нити образуют отходящие от головки отростки (*f*), между тем как другие нити



сливаются с соседними своими концами и образуют такую сеть вокруг ядра, как у Eupagurus.

Другие случаи, относящиеся к тому же типу развития, см. на рис. 19 *a—h*.

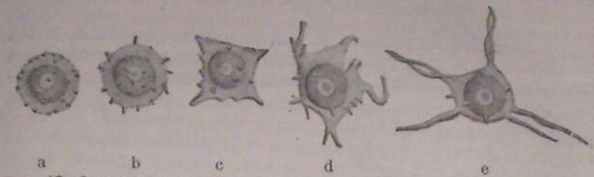



Рис. 18. Спермиогистогенез Maja verrucosa. Живые сперматиды (a—d) и зрелый спермий (e) в лимфатической жидкости.
Ув. 1 400 раз.
Обращает внимание развитие скелетных нитей путем вытягивания зерен; 3—6 головных отростков развиваются путем соединения скелетных нитей в пучки.

Проследить на живых объектах превращение в нити митохондриев шейки труднее, так как они лежат глубже, не на самой поверхности, как митохондрии головки. Тем не менее мы должны заключить, что здесь происходят те же процессы. У Macrura M. Edw. из шейки вырастают обыкновенно три отростка, скелет которых составляется из таких же вытягивающихся в нити митохондриев, как и скелет головных отростков Brachyura. Впрочем, и для последних нельзя с уверенностью сказать, всегда ли развиваются их скелетные отростки из митохондриев головки или также из шейки, так как граница между головкой и шейкой неясна.

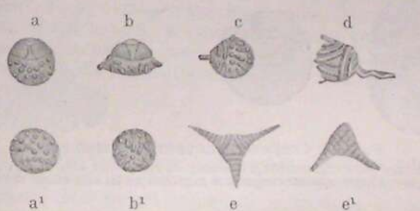



Рис. 19. Спермиогистогенез Dromia vulgaris. Живые сперматиды (a—c) и зрелые спермии (d—e) в морской воде.
Ув. 1 400 раз.

И у Macrura M. Edw. митохондральные нити шейных отростков часто переходят в митохондральные нити головки.

Вопросу о взаимоотношении между шейными и головными

отростками мы посвятим особый отдел настоящей главы. Здесь нам важно только привести факты, доказывающие тождество митохондриев шейки и головки.

* * *

На разрезах проследить развитие митохондральных нитей головки, как я уже указал ранее, не удается: они слишком тесно прилежат к ядру. Но развитие обыкновенно более тол-

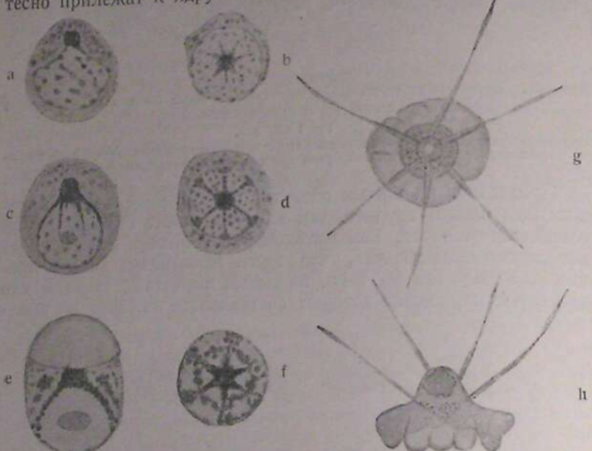



Рис. 20. Спермиогистогенез Scyllarus arctus.

a—f—сперматиды по окрашенным разрезам; a, c, e,—вид сбоку; b, d, f—вид сзади. g—h— живые зрелые спермии в морской воде, вид сзади и сбоку.

стых шейных нитей, по крайней мере в некоторых случаях, более доступно именно на разрезах фиксированных препаратов. На рис. 20 *a*—*f* я даю три стадии развития митохондральных нитей у Scyllarus arctus, причем каждая стадия характеризуется продольным и поперечным разрезом через сперматиду. На рис. 20 *a* мы видим почти компактное митохондральное тело как бы сидящим верхом на ядре. Вскоре от передней прилегающей к ядру его поверхности начинают отходить расползающиеся также по поверхности ядра лучистые отростки, числом по большей части 6—8; мы видим это на поперечном разрезе 20 *b*, который относится к несколько более поздней стадии в сравнении с 20 *a*, а еще лучше на рис. 20 *c*. Оказывается, что нити предста-



вляют здесь зернистое строение. На рис. 20 *c*, который опять-таки относится к несколько более поздней стадии сравнительно с 20 *a*, видно, что каждая нить заканчивается булавовидным утолщением. Позднее в дополнение к этим митохондральным лучам развивается еще митохондральное кольцо (рис. 20 *e*, *f*). Из булавовидных окончаний каждого луча вырастают наружу длинные шейные нити (ср. рис. 20 *g*, *h*). Таким образом митохондрии слагаются в сложный скелет шейки.

На рис. 20 *g*, *h* кроме шейного скелета мы замечаем также развитой, правда слабо,—в виде немногих обручей—скелет головки. Присматриваясь к рис. 20 *a*—*f*, мы понимаем, почему на консервированных препаратах так трудно проследить развитие митохондриев головки. На рис. 20 *a* мы видим, что митохондральные (шейные) нити постепенно сводятся на-нет; может быть, к переднему отделу ядра также прилегают здесь тонкие митохондральные (головные) нити или ряд зерен, но мы не можем отличить их с полной ясностью, так как поверхность ядра покрыта здесь окрашенными зернами хроматина. То же мы можем сказать относительно всех наших рисунков, изображающих микроскопические картины на окрашенных разрезах: всюду на соответствующих стадиях благодаря особенностям окраски мы не имеем возможности с уверенностью отличить митохондрии головки.

Весьма интересно выражены митохондрии у омара: уже на ранней стадии это не зерна, а короткие нити, как мы видим на рис. 16 *a*—*c*. Вытягиваясь и сливаясь между собой в пучки, они образуют характерный скелет шейки: треугольник с отходящими от него тремя шейными отростками (рис. 16 *d*).

* * *

Итак, как в головке, так и в шейке митохондрии имеют одну и ту же судьбу: из них развиваются формативные нити, скелет спермия. Мы будем говорить подробнее о скелетных образованиях во второй главе, а пока достаточно немногих сведений. В головке Eupagurus из митохондриев слагаются три продольных меридиональных обруча и спиральная нить; в шейке формативные нити отростков, а у Galathea, кроме того, повидимому, спиральная нить. Как мы увидим во второй главе, формативные нити имеются тоже и в хвостовой капсуле, но о развитии этих нитей я ничего не могу сообщить.

Целью настоящего отдела является выяснение двух вопросов: 1) однородны ли между собой головные и шейные зерна и 2) соответствуют ли они митохондриям, описанным в других спермиях. Мы пришли к утвердительному

*ответу на оба эти вопроса* и так можем резюмировать наши доказательства.

Однородность головных и шейных зерен подтверждается двумя обстоятельствами. Во-первых, судьба их одинакова: и те и другие превращаются в скелетные нити. Во-вторых, в некоторых случаях замечается прямой переход нитей, развившихся из головных зерен, в шейные нити.

Доказательств в пользу гомологии описываемых зерен с митохондриями также два. Во-первых, как мы видим это в других описанных случаях спермиогистогенеза, зерна и здесь на известной стадии собираются в митохондральное тело, которое вступает во вторичную связь с центральными тельцами, окружая их. Во-вторых, судьба наших зерен одинакова с судьбой митохондриев: образование скелетных нитей. На этих обстоятельствах мы несколько остановимся.

Наши сведения о судьбе митохондриев в спермиях обычного типа очень неполны. С уверенностью только для нескольких случаев (Mus musculus, Benda, см. рис. 5, стр. 63, Cavia cobaya и Paludina vivipara, Meves, см. рис. 7, стр. 65) установлено развитие из митохондриев спиральной нити вокруг связующего отдела хвоста. В своей статье в' Biolog. Centralblatt, 1903 я уже пытался доказать, что эта спиральная нить представляет собой также твердую формативную скелетную нить, вполне соответствующую тем скелетным нитям, развитие которых из митохондриев у Decapoda мы описали выше. Подобные же скелетные спиральные нити описаны в некоторых случаях и вокруг головки, а также в шейке и в главном отделе хвоста. Никто, насколько мне известно, не задавался целью проследить, откуда развиваются эти спирали, и мне кажется допустимым ,что они всюду происходят из митохондриев. Правда, Броун (Brown, 1885) и Иенсен (Iensen, 1887) замечают, что спиральные нити главного отдела хвоста у крысы окрашиваются несколько иначе, но этой разнице в окраске можно и не придавать решающего значения. На рисунках Бенда, относящихся к мыши (см. Benda, Ergebnisse d. Anat. u. Entw., Bd. 12, fig. 2), митохондральная спираль связующего отдела хвоста окрашена (как на препаратах) в синий цвет, а спираль главного отдела — в красный; но эта последняя спираль на рис. 2 *e* обведена синими полосками. Я заключаю отсюда, что вопрос об ее происхождении не вполне ясен и для самого автора. Я полагаю, что этот вопрос всего проще будет решить на живом материале.

### 6. Развитие ядерных структур

О развитии ядерных структур во время спермиогенеза я могу сообщить лишь немного, тем более, что для решения сравнительноморфологического вопроса оно не дает почти ника-



кого материала. Поэтому я и не старался разъяснить некоторые пункты при помощи более подходящих методов окраски.

На ранних стадиях, непосредственно вслед за делением сперматоцитов 2-го порядка, ядро представляется состоящим как бы исключительно из тесно сложенных хромосом. Впрочем, повидимому, это в значительной степени действие консервировки. У молодых сперматид Galathea ядра по большей части оказываются интенсивно окрашенными гематоксилином; если же усиленно раскрасить препарат, то ядра кажутся однородно серыми.

Затем начинается важный процесс, который мне представляется *разжижением* ядра. В ядре появляются шарообразные вакуоли, как это ясно видно на живых объектах (рис. 17 *b—d*), а нередко также и на окрашенных препаратах, причем иногда видим такие ясные картины, как на рис. 9 *e*, но чаще вакуоли при консервировке теряют округлые очертания, и картина принимает обычный характер лининовой сети с зернистыми скоплениями хроматина (рис. 9 *c* и *d*; 13 *a—c*). Хроматин, как это видно особенно на препаратах, окрашенных по Бионди—Гейденгайну, скопляется мало-помалу у самой поверхности, причем иногда он имеет здесь вид зерен (может быть, вакуолей), иногда как бы разлит в виде непрерывного коркового слоя (Scyllarus). В центре ядра в некоторых случаях (Pagurus, Homarus) мы замечаем на этой стадии особое округлое образование. Это «ядрышко» красится иначе, чем бази-хроматин, но окраска не всегда постоянна, а потому я и не могу определить его природу (рис. 13 *a—f*, 20 *c—e*).

В зрелом спермии ядро красится сплошь; метиловая зелень при бионди-гейденгайновском методе окрашивает его целиком в зеленый цвет, причем никаких внутренних структур подметить не удается. Если на некоторых рисунках (рис. 14 *f*, рис. 15 *c*, *d*) я изображаю здесь в головке тонкую сеточку, то последнюю следует относить к поверхности; я думаю, что это не ядерные структуры, а структуры протоплазматической оболочки головки. На рис. 15 *c* и *d* (Portunus corrugatus), отчасти на рис. 16 *d—f* (омар), особенно ясно, что эти структуры не что иное, как несколько обезображенные консервировкой сети скелетных нитей головки.

Наиболее важным результатом, который приходится вывести из вышеприведенных наблюдений над развитием ядерных структур, я считаю тот факт, что *ядерное содержимое постепенно разжижается, и в зрелом спермии ядро наполнено жидким веществом, которое красится сплошь так же, как хроматин*. Впрочем, доказательства этого факта, по-моему не оставляющие сомнений, дают главным образом

эксперименты, которые будут описаны во второй главе. Сам по себе тот факт, что ядро ведет себя, как капля жидкости, после любопытных наблюдений Альбрехта (Albrecht, 1903) не представляет уже ничего удивительного. Но при спермиогенезе описывалось до сих пор обыкновенно обратное: затвердение ядра. Я не хочу обобщать устанавливаемого мною факта, но буду иметь случай в заключении настоящей работы еще раз к нему вернуться[1].

**7. Взаимное расположение отделов спермия и отростки их**

Столь характерные для спермиев Decapoda тугие неподвижные или, по крайней мере, кажущиеся неподвижными отростки составляют, повидимому, исключительную особенность этой группы, филогенетически развились внутри нее и потому для общей сравнительной морфологии спермия значения не имеют. Но тем важнее их значение для сравнительной морфологии в пределах самой группы десятиногих раков, так как главное отличие спермиев в разных группах десятиногих раков выражается именно в отростках.

Форма, величина, число и расположение отростков у разных видов описывались неоднократно, поэтому я не буду долго на них останавливаться и отошлю читателя прямо к своим рисункам, где многие спермии изображены точнее, чем на рисунках моих предшественников, так как я больше обращал внимания на возможность изменения формы в зависимости от осмотического давления. Отмечу, что число отростков может быть весьма различно—от одного до нескольких десятков, причем вариации встречаются часто в пределах одного и того же вида. Весьма распространено число три, и в таком случае оно по большей части довольно постоянно, характеризуя спермии у многих—Macrura[2] M. Edw. (Galathea, Munida, Homarus, Palinurus), Pterygura M. Edw. (почти все Paguridae), Brachyura M. Edw. (Dorippe, Ilia), Apterura M. Edw. (Homola Dromia). Это число имеет физиологически важное значение; как мы увидим в третьей главе, отростки имеют значение наставляющих: при помощи их спермий как на треножнике устанавливается на поверхности яйца. Ввиду такой роли отростков понятно, что число 1 и 2 встречается редко, я сказал бы в виде аномалии наряду с нормальным числом 3 (у Dromia, Homola, Gebia, Callianassa и пр.). Большее число может встречаться опять-таки в разных группах: с одной стороны, у большинства Brachyura M. Edw., с другой—у Astacus, Scyllarus, часто Gebia, Callianassa. Таким образом, очевидно, что число отростков систематического значения не имеет.

Все отростки отходят обыкновенно на одном уровне, но иногда кроме главного венчика длинных отростков встречается другой венчик отростков покороче (у Inachus). Этот добавочный венчик отростков помещается на самом переднем конце головки спермия. Что же касается главных отростков, то они располагаются в разных случаях различно. Это различие стоит в связи с тем обстоятельством, что взаимные отношения между тремя главными отделами спермия у разных видов различны.

У большинства исследованных мною Macrura и Pterygura M. Edw. (Galathea, Munida, Paguridae, Homarus) наблюдаемое у всех Decapoda разделение сперматиды на три членика во взрослом спермии удерживается и выражается обыкновенно еще более резко, в особенности у Galathea и Munida благодаря их длинной шейке, которая представляет бросающийся в глаза перехват между головкой и хвостовой капсулой. У Paguridae (рис. 14 *e*) и у Homarus шейка также выделяется и составляет отдел, промежуточный между лежащей спереди головкой и лежащей сзади хвостовой капсулой. Но у Scyllarus (рис. 20 g, *h*) хвостовая капсула оказывается несколько втянутой в головку, в которой для нее образуется углубление, как бы воронка, и такую же воронкообразную форму имеет и шейка; благодаря этому продольная ось спермия укорачивается, и он по форме приближается к шару. Приблизительно то же отношение между головкой, шейкой и хвостом мы находим у речного рака, но особенно резко выражается втягивание капсулы и шейки внутрь головки у Brachyura M. Edw., Apterura M. Edw., а также у Gebia и Callianassa.

Чтобы ясно представить себе процесс втягивания хвостовой капсулы внутрь ядра, я рекомендую сравнить рисунки 15 *a—c*, изображающие развитие спермия Portunus corrugatus. При этом процессе капсула остается наименее видоизмененной, сохраняя свою шарообразную форму. Ядро сильно сплющивается, утончаясь до минимума по линии продольной оси, так что проксимальное центральное тельце кажется составляющим как бы самый передний конец спермия. Шейка, к которой у зрелого спермия вряд ли подходит это название, имеет вид тонкой прослойки, одевающей переднюю половину капсулы, отделяя ее от головки и только по свободному краю образуя кольцевое утолщение.

Теперь мы можем возвратиться к отросткам. У тех Macrura M. Edw. и Pterigura M. Edw., у которых шейка ясно отграничена,

[1] Разжижение касается здесь, конечно, только хроматина, а не хромосом, которые могут, сохраняя свою индивидуальность, оставаться незаметными при микроскопическом исследовании благодаря своей исключительной тонине.

[2] Я употребляю лишь для краткости эти старые, ставшие уже ненаучными обозначения М. Эдвардса; с новой классификацией Decapoda мы будем иметь дело в заключительном параграфе настоящей главы.

мы убеждаемся без труда, что отростки отходят от шейки, но для спермиев со втянутой внутрь головки капсулой вопрос об отхождении отростка сразу решить нельзя. И в литературе мы встречаемся здесь с разногласиями. Между тем как большинство исследователей не высказывает сомнения в том, что отростки спермиев во всех случаях гомологичны, и являются шейными, Брандес (Brandes, 1897) высказал мысль, что у Brachyura M. Edw. эти отростки совершенно иного рода, чем шейные отростки у Macrura M. Edw., а именно ядерные, **головные**, скажем мы; эту мысль Брандес пытается доказать при помощи метода окрасок: лучшая ядерная краска—метиловая зелень--красит в зеленый цвет отростки Brachyura M. Edw. и оставляет неокрашенными отростки Macrura M. Edw.

Мои наблюдения вполне подтверждают наблюдения Брандеса, причем я могу представить два ряда доказательств. Во-первых, наблюдая развитие спермиев, мы убеждаемся, что отростки у Galathea, Homarus, Pagurus возникают из шейки, а у Portunus—из головки. Это в особенности ясно на разрезах, окрашенных по методу Бионди—Гейденгайна, где яркозеленое ядро резко отличается от яркокрасной шейки. И, применяя тот же метод окраски для изучения зрелых спермиев, мы получаем второй ряд доказательств. Головные отростки у спермиев Brachyura M. Edw. и Apterura M. Edw. окрашиваются в зеленый цвет, а шейные отростки Macrura M. Edw. и Pterygura M. Edw.—в розовый (не в красный, как шейка, благодаря их малому поперечнику).

**Таким образом, мы приходим к тому заключению, что устанавливаемые М. Эдвардсом крупные группы Decapoda могут быть охарактеризованы по отросткам их спермиев. Все Brachyura и Apterura (мне неизвестны исключения) имеют головные отростки. Для Macrura и Pterygura в равной степени характерно развитие шейных отростков. Группа Natantia Boas (Caridae M. Edw.) резко выделяется по отсутствию отростков, так как их единственный заостренный тупой отросток представляет собой видоизмененную хвостовую капсулу.**

* * *

Установив этот важный для сравнительной морфологии спермиев Decapoda факт, мы должны заняться вопросом о взаимном отношении между головными и шейными отростками.



Действительно ли это только аналогичные органы или можно установить их гомологию, вывести одни из других.

Наблюдая строение живых и в особенности мацерированных спермиев, а также развитие сперматид, мы убеждаемся, что главной составной частью отростков, каковы бы они ни были, является скелетная митохондральная нить или же пучок таких нитей. Когда при развитии сперматиды эти твердые скелетные нити выпячиваются свободными концами из тела клетки, то они выносят с собой приставшие к ним (благодаря смачиванию, сцеплению) жидкие составные части. Если отростки образуются таким образом в области шейки, то при выпячивании скелетных нитей к ним пристает протоплазма, связывающая между собой митохондральные зерна; если отростки вырастают в области головки, то к митохондральным нитям пристает жидкое ядерное вещество—хроматин. Я полагаю, мне достаточно вместо подробного описания этого процесса указать на рисунки 17 *i*, *k*; 18 *a*—*f*; 19 *a*—*h*.

В зрелых спермиях скелетные нити отростков освобождаются часто при мацерации; если они не видны на живых спермиях в нормальных осмотических условиях, например в морской воде, то иногда легко обозначаются, выступая в виде ребер на исхудалом теле, при действии более крепких осмотических растворов, которые отнимают воду у клетки и заставляют ее внутреннее жидкое содержимое спадаться, исхудать.

Мы убеждаемся далее, что в состав отростка входят часто не одна, а много скелетных нитей; это относится как к головным отросткам, так и к шейным. Нити часто обнаруживают склонность к спиральным скручиваниям, опять-таки как в головных, так и в шейных отростках.

В отделе 5 настоящей главы мы пришли к заключению, что митохондрии как шейки, так и головки сперматиды однородны: во всяком случае нити шейных отростков могут продолжаться непрерывно в нити головки. Ввиду этого представлявшееся нам сначала таким резким различие между шейными и головными отростками сглаживается, и мы вполне можем допустить предположение, что это—образования гомологичные. И мне кажется весьма вероятной гипотеза, что головные отростки спермиев Apterura и Brachyura развились из шейных отростков Macrura[1], причем скелетные нити отростков при видоизменении формы спермия и сокращении шейки постепенно перешли из шейной области в головную, и вместо того чтобы при гистогенезе захватывать собой протоплазму шейки, мало-помалу стали вытягивать жидкое содержимое ядра. Такой переход

[1] Обратный ход развития недопустим, конечно, по общим филогенетическим соображениям.

формативных нитей с шейки на головку представляется тем более возможным, что протоплазматическая оболочка, в которой лежат зерна, и в головке, и в шейке представляет одно целое. Я думаю, что возможно было бы попытаться поискать (по крайней мере при помощи экспериментов) переходные формы между головными и шейными отростками. Дело в том, что, как я покажу во второй главе, в нашей власти, изменяя осмотическое давление внешней среды, вызывать то вытягивание, то вбирание отростков, причем скелетная нить выпрямляется или складывается, а жидкое содержимое то в большей, то в меньшей степени наполняет отросток. Для эксперимента следовало бы отыскать спермии таких видов, у которых при головных отростках шейка была бы развита более обыкновенного или при шейных отростках менее обыкновенного; мне такие спермии не попадались, но я не вижу, почему бы они не могли попасться иному исследователю. В таком случае возможно, что удалось бы, заставляя отростки наливаться жидкостью при ослаблении осмотического давления во внешней среде, вызывать отростки смешанного типа, часть которых красилась бы по Бионди—Гейденгайну в розовый, а другая в зеленый цвет.

Высказанная гипотеза о постепенном переходе шейных отростков в головные представляется особенно удобной в том отношении, что при ней не приходится давать объяснения физиологического скачка при филогении, когда одна и та же «наставляющая» функция перешла от одних отростков к другим. Понятно и то, что число три, характерное для большинства Macrura M. Edw., перешло через Homola и Dromia к Brachyura M. Edw.[1].

---

[1] Ф. Блох (1935) самым решительным образом отвергает устанавливаемую мною разницу между шейными отростками спермиев Macrura и головными отростками Brachyura. Я думаю, что это—ошибка французской исследовательницы, которая без достаточных оснований слишком высоко оценивала совершенство «современной» микроскопической техники приготовления препаратов из клеточных трупов и даже не попробовала не только моих методов обратимого изменения формы живых спермиев в связи с изменением осмотического давления, но даже и такого классического метода, как окраска по методу Бионди—Гейденгайна. Окраска по Фёльгену, которая на самом деле является новой и могла бы в данном случае быть действительно полезной, Ф. Блох не применяла.

Неумение различить шейные отростки от головных представляет шаг назад по отношению даже к работе Брандеса, напечатанной сорок лет назад. Пренебрегая изучением живых клеток, она не могла разобраться в скелетных волокнах, определяющих форму отростков и головки, и не попыталась даже понять моей теории, что несмотря на отсутствие полной гомологии между шейными и головными отростками скелетные волокна, лежащие в их основе, являются, повидимому, гомологичными. Важно то обстоятельство, что в головные отростки спермиев крабов входит ядерное вещество—хроматин, а в шейные отростки Macrura ядерное вещество проникнуть не может. *(Прим. автора к наст. изд.)*



### 8. Развитие хвостовой капсулы

Подобно отросткам хвостовая капсула представляет исключительную особенность спермиев Decapoda, и я не знаю образований в спермиях других форм, с которыми мы могли бы по происхождению сблизить хвостовую капсулу; само собой разумеется, что из положения этой капсулы в хвостовом отделе спермия еще не следует, чтобы она соответствовала каким-либо хвостовым нитям или перепонкам в спермии обычного типа.

С другой стороны, в капсуле мы не имеем такого органа, который мы могли бы, подобно отросткам, принять руководящим при установлении сравнительной морфологии спермиев в группе Decapoda. Если исключить характерный процесс втягивания капсулы внутрь головки, который мало отражается на строении самой капсулы, то интересным с сравнительно-морфологической точки зрения окажется только оригинальное развитие капсулы у Caridae. Ввиду этого при описании развития капсулы я буду краток.

Капсулярные зерна, из которых развивается капсула, в особенности легко наблюдать в живых сперматидах Paguridae. Здесь уже в сперматоцитах 1-го порядка бросаются в глаза крупные блестящие вакуоли, которые переполняют тело клетки. В сперматидах они начинают мало-помалу сливаться между собой, образуя несколько крупных капель, которые в конце концов сливаются в одну (рис. 17 *b*—*d*). На разрезах мы видим перед собой зерна, которые гематоксилином при соответствующей раскраске окрашиваются в желтый цвет, а при предварительной окраске Bordeaurot—в красный. Сливаясь, эти зерна образуют капсулярное тело, которое занимает задний отдел трехчленной сперматиды (рис. 13 *e*). На живых сперматидах (рис. 17 *e*) этот отдел имеет сначала вид большой блестящей шарообразной капли, окруженной, как мы видели, протоплазматической перепонкой. Вскоре капля начинает принимать иную форму, вытягиваясь по продольной оси. В связи с этим процессом изменения формы стоит образование твердой оболочки, которая постепенно формируется на поверхности капсулярной капли; это ясно видно и на разрезах (рис. 9 и сл.; рис. 13 *d*—*f*). Внутреннее содержимое остается жидким, и здесь в некоторых случаях вокруг врастающего спереди в капсулу заднего центрального тельца образуется, как можно выразиться, подушечка из особым образом красящегося вещества, продырявленная в центре для помещения центрального тельца. В других случаях образования подушечки не замечается, а соответственным образом красящееся вещество распределено внутри всей капсулы.

Интересный процесс ведет к развитию внутренней трубки капсулы, которая окружает заднее центральное тельце. В то время когда капсулярное тело еще шарообразно, из области шейки, скользя по наружной боковой поверхности, начинает передвигаться блестящая капелька, которая и занимает самый задний конец сперматиды по ее продольной оси (рис. 17 *e*, *f*). Когда на живой сперматиде начинает обозначаться растущее кзади дистальное центральное тельце, капелька, понемногу расширяясь, растет навстречу центральному тельцу. При встрече, которую мне удалось однажды наблюдать на живом объекте, хвостовая капелька быстро обтекает с наружной поверхности в центральное тельце, образуя вокруг него трубочку. В этой внутренней трубочке капсулы позднее диференцируются несколько отделов; на строении их мы остановимся в третьей главе, когда будем говорить о физиологическом значении капсулы.

Кроме Paguridae, подобное же развитие внутренней трубочки из хвостовой капельки можно наблюдать на живых сперматидах крабов и у омара. У последнего этот процесс можно проследить и на разрезах (рис. 16 *a*—*e*). Сначала (*a*) мы видим капсулу еще шарообразную, но уже с обособившейся оболочкой. Хвостовая капелька, сдавленная в радиальном направлении и интенсивно окрашенная, остановилась на полпути к заднему концу оси. На рис. 16 *b* она уже достигла концевого положения и имеет ясно шарообразную форму; в ней обозначены два слоя вещества: в задней половине резче окрашивающийся, в передней—слабее. Затем (*c*) происходит соприкосновение переднего отдела капельки с дистальным центральным тельцем, и далее мы замечаем постепенную диференцировку внутренней трубочки.

Хвостовая капелька имеет, повидимому, то же происхождение, как и вся капсула, и составляется из группы сливающихся хвостовых зерен. Впрочем, в некоторых случаях, в особенности у крабов, она красится в противоположность зернам весьма интенсивно и потому представляет, вероятно, какой-либо продукт химического видоизменения их.

* * *

*В зрелом спермии наружная оболочка капсулы и внутренняя трубочка состоят из хитина.* Если семенники или семяпроводы (или же receptaculum seminis крабов) кипятить в едкой щелочи, то в остатке мы получим совершенно цельные, неповрежденные хвостовые капсулы с их внутренними трубками. Я производил кипячение обыкновенно в пробирке сначала в слабом растворе



щелочи, который постепенно при дальнейшем кипячении (иногда до часа) доводился до концентрированного состояния. Осевший на дно пробирки осадок я промывал водой, слегка подкисленной уксусной кислотой, и затем окрашивал хитин капсул по совету проф. П. Майера (P. Mayer, Неаполь) пирогаллолом, приготовляя постоянные препараты в глицерине или канадском бальзаме. Я полагаю, что отношение к едкой щелочи и к слабой кислотной реакции достаточно убедительно доказывает, что мы имеем здесь перед собой действительно хитин. Впрочем, в этом нет ничего особенно удивительного, так как спермии гистологически относятся, конечно, к эпителиальной ткани; если подобно эпителиальным клеткам они приобретают во многих случаях на своей свободной поверхности жгутик, то почему им в других случаях не выделять хитина?

Со сравнительноморфологической стороны развитие в капсуле хитина представляется весьма интересным. Из этого факта можно вывести, что самую капсулу мы можем рассматривать как исключительную особенность Decapoda, приобретенную в этой группе, а потому нам не приходится доискиваться, нет ли в спермиях обычного типа образований, гомологичных капсулярным зернам. Можно было бы, впрочем, поискать им гомологов среди других групп Arthropoda, но я не думаю, чтобы хитин мог существовать в клетке наряду со жгутиком.

Как я уже отметил выше, спермии Caridae характеризуются своеобразным развитием хитиновой капсулы. В трехчленной сперматиде и здесь капсула представляет вид шарообразного пузырька, но мало-помалу форма ее изменяется, и между тем как передняя половина ее, прилежащая к отделенной тонкой шейной прослойкой головке, расширяется и уплощается, задняя половина капсулы суживается и вытягивается. Во взрослой капсуле она образует хитиновый шип, сидящий на хитиновой чашке, в которой покоится ядро[1].

## 9. Выводы

Главным результатом настоящей главы является установление морфологической ориентировки спермия Decapoda. В противоположность обычно распространенному взгляду оказывается, что капсула с морфологической точки зрения не имеет ничего общего с перфораторием, а составляет задний, хвостовой отдел. И мы убеждаемся, что никаких сколько-нибудь точных научных доказательств в пользу прежнего взгляда и не выставлялось. Никто не видел, чтобы спермий двигался капсу-

[1] Действительно такой именно тип развития спермиев креветок был описан моим учеником Ф. А. Спичаковым в 1909 году (Archiv für Zellforschung, Bd. 3). *(Прим. автора к наст. изданию.)*

лой вперед или чтобы он именно этим концом прободал ядерную оболочку. И никто не привел ни морфологических, ни физиологических доказательств в пользу того, что капсула является «острием», а отростки—«прицепками», т. е. органами, которые мы находим близ переднего конца спермия обычного типа.

Я не представляю себе, чтобы возможны были серьезные возражения против моего толкования после изложенных выше фактов. Можно ли, например, думать, что центральные тельца вопреки обычному ходу развития здесь вторичным путем перешли на передний конец? Мне кажется, нельзя: такая гипотеза находилась бы в противоречии со многими фактами и висела бы в воздухе при отсутствии всякого доказательства. Нельзя считать, конечно, за доказательство описанное мною передвижение центральных телец, потому что подобные факты описаны и в других случаях спермиогенеза. Правда, известны случаи, когда центральные тельца передвигаются филогенетически с заднего конца спермия на передний: у многих растений, а из животных у Bombinator, у Teleostei центральные тельца останавливаются по середине этого пути, сбоку головки. Из этих аномальных спермиев, у которых жгутик отходит от переднего конца, нам всего лучше известно образование и строение спермия у Bombinator по исследованиям Бромана (Broman, 1902; см. рис. 8, стр. 66). Мы видим, что здесь центротека и центральные тельца не расходятся в разные стороны к противоположным полюсам ядра, а остаются рядом друг с другом у будущего переднего конца спермия, и что начало осевой нити хвоста приходится в месте соприкосновения развивающегося из центротеки перфоратория с ядром. Но и при таких обстоятельствах ориентировка центральных телец по отношению к оси спермия остается прежней, и мы имеем право сохранить названия «проксимальное» и «дистальное» центральные тельца; только эти названия надо относить к оси спермия, а не к ядру, которое у Bombinator оказывается свернутым на сторону. И не может быть сомнения, что у Decapoda ничего подобного нет; ядро, проксимальное и дистальное центральные тельца лежат здесь строго по оси спермия; стало быть, в хитиновой капсуле и с этой точки зрения нельзя видеть перфоратория, но приходится заключить, что это действительно гомолог хвоста[1].

И с гистогенетической точки зрения хвостовая капсула ничего общего с перфораторием не имеет. Капсулярные зерна, которые у Paguridae представляют блестящие капельки, рассеянные в теле сперматоцитов 1-го и 2-го порядка и сперматид

[1] Против такого толкования возражал позднее Боуэн (Bowen) Anat. Record 1923, но эти возражения не представляются мне и в настоящее время обоснованными. *(Прим. к наст. изданию.)*

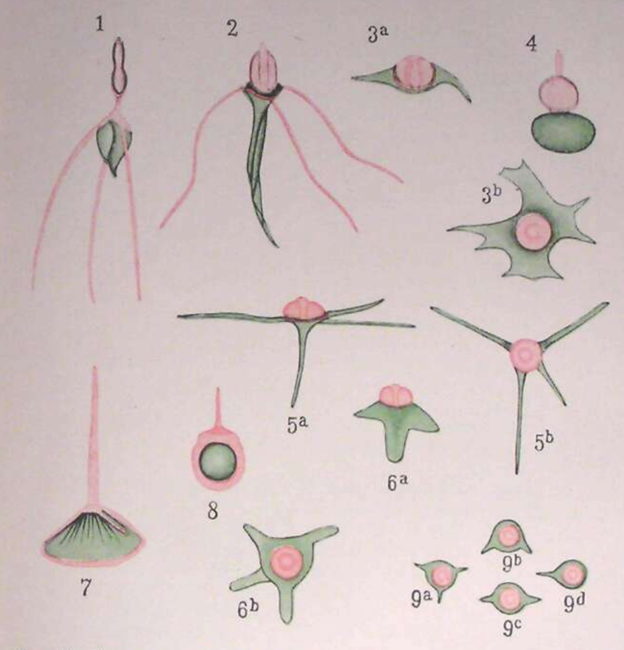



Рис. 21. Спермии различных Decapoda, окрашенные по Бионди Гейденгайну при увеличении в 3500 раз (3, 4 и 8) и в 1400 раз (остальные). Зеленым цветом окрасились ядра, красным — капсулы, розовато-серым митохондрии.

1—зрелый спермий Galathea squamifera; 2—зрелый спермий Eupagurus prideauxii; $3^a$ и $3^b$—зрелый спермий Portunus arctuatus; 4—спермий Portunus arctuatus с выброшенной капсулой; $5^a$ и $5^b$—спермий Homola Cuvieri; $6^a$ и $6^b$—то же с выброшенной капсулой; 7—зрелый спермий Lysmata seticaudata; 8—не вполне развитый спермий Sicyonia sculpta; 9—зрелые спермии Dromia vulgaris.

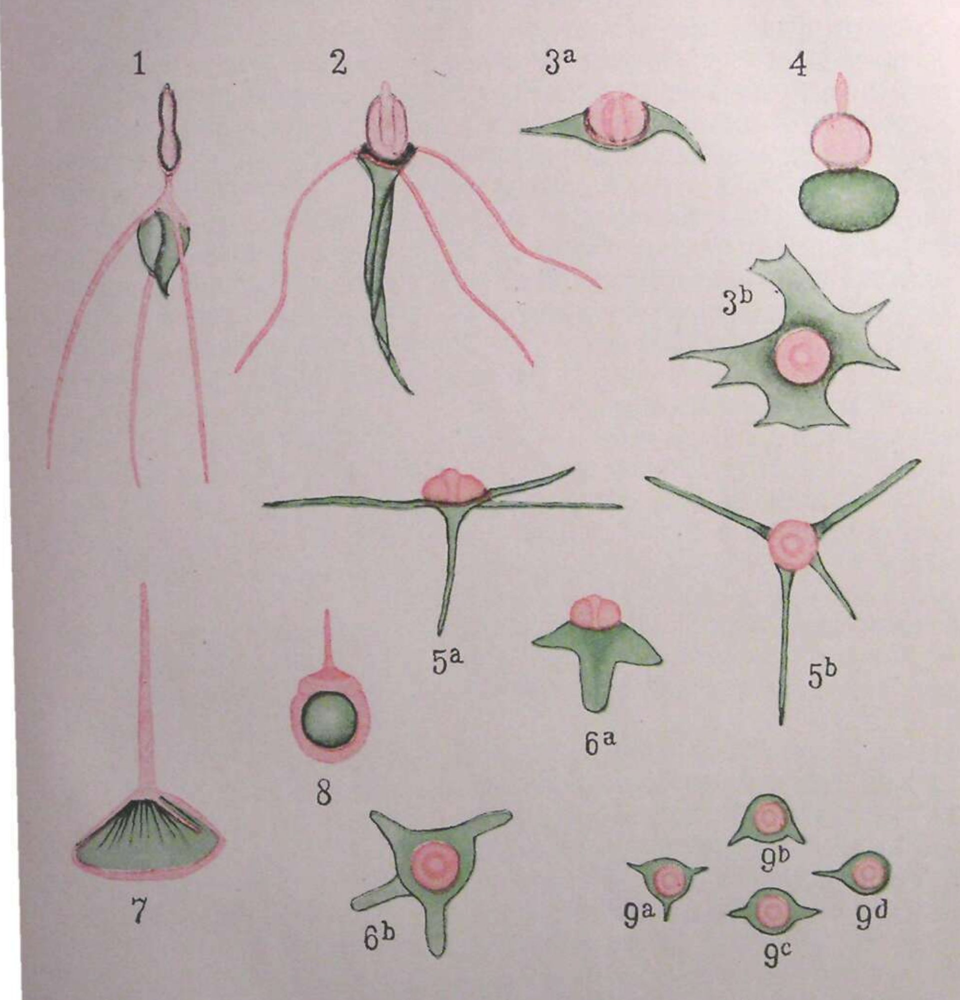



Рис. 21. Спермии различных Decapoda, окрашенные по Бионди Гейденгайну при увеличении в 3500 раз (3, 4 и 8) и в 1400 раз (остальные). Зеленым цветом окрасились ядра, красным — капсулы, розовато-серым митохондрии.

1—зрелый спермий Galathea squamifera; 2—зрелый спермий Eupagurus prideauxii; 3ª и 3ᵇ—зрелый спермий Portunus arctuatus; 4—спермий Portunus arctuatus с выброшенной капсулой; 5ª и 5ᵇ—спермий Homola Cuvieri; 6ª и 6ᵇ—то же с выброшенной капсулой; 7—зрелый спермий Lysmata seticaudata; 8—не вполне развитый спермий Sicyonia sculpta; 9—зрелые спермии Dromia vulgaris.

и никакого отношения к центральным тельцам ни на одной стадии не имеют, конечно, никто не примет за гомолог центротеки.

До сих пор я старался установить гомологию исключительно на основании морфологических данных, не касаясь физиологии; это, конечно, самый верный путь. В третьей главе настоящей работы я собираю данные, которые подтверждают приведенные выше соображения и с этой стороны. Хотя я не могу сказать, что я видел нормальный процесс оплодотворения, но я имею основания думать, что спермий проникает в яйцо головкой вперед, а хитиновая капсула остается сзади и является органом характерного взрывчатого движения, в котором принимает участие и дистальное центральное тельце и благодаря которому головка спермия вгоняется в яйцо.

Таким образом, я считаю установленным следующий вывод. Три отдела, из которых состоит спермий Decapoda, соответствуют головке, шейке и хвосту спермиев обычного типа. Головка лишена перфоратория; шейка содержит проксимальное центральное тельце, а хвостовая капсула, содержащая дистальное центральное тельце, произошла филогенетически путем перемены функции из жгута.

Все известные нам до сих пор спермии десятиногих раков мы можем объединить под общим названием spermia vesiculifera (vesiculum—пузырек, капсула) и противопоставить их спермиям со жгутами, s. flagellifera; в этих названиях ясно выражается, что различие между обоими типами сводится к различному развитию хвостового отдела.

Если бы мы пожелали поставить своей задачей выяснить происхождение spermia vesiculifera из spermia flagellifera, то для этой цели нам потребовалось бы изучить, с одной стороны, особенно тщательно спермии тех групп Decapoda, которые с сравнительноанатомической точки зрения представляются древнейшими, а с другой—обратиться к тем Malacostraca, в которых сравнительные анатомы видят ближайших родственников, прародителей Decapoda. Из двух главнейших отделов, на которые разделил Decapoda Боас, Natantia сохраняют большее количество примитивных признаков, и уже по пелагическому образу жизни большинства относящихся сюда представителей эта группа стоит ближе к общему корню, чем Reptantia. Как ни отрывочны мои наблюдения, касающиеся спермиев креветок Natantia, но присоединяя сюда данные, имеющиеся в литературе, мы видим, что двум главным подразделениям Decapoda соответствуют и два типа spermia vesiculifera; притом же тип

спермиев Natantia может считаться более примитивным в сравнении с типом спермиев Reptantia. Насколько мне известно, ни у одной из креветок не найдено спермиев с отростками, шейными или головными, между тем как для спермиев Reptantia присутствие отростков того или иного рода представляет неизменное явление. Таким образом, мы можем подразделить spermia vesiculifera на два типа: s. anacantha (akantos—колючка) и s. acanthina; последние произошли, конечно, из первых.

Можно было бы думать, что название s. anacantha не подходит к спермиям Natantia, так как для них особенно характерно развитие шипа; но мы показали в отд. 8 настоящей главы, что этот шип представляет измененную капсулу и, стало быть, в отличие от настоящих отростков Reptantia соответствует всему хвостовому отделу. Если мы сопоставим, например изображенный на рис. 21 *b* спермий Sicyonia sculpta со спермием какой-нибудь костистой рыбы, напр. Zoarces viviparus (Ballowitz, 1890, Taf. XI, fig. 52), то, оставляя в стороне различие по длине хвостового отдела, мы увидим поразительное сходство. Мы можем выразиться, что у Natantia мы имеем спермии с хитинизированным жгутиком.

Среди низших Malacostraca ближайших родственников Decapoda ищут обыкновенно в группе Schyzopoda, а именно Euphausiacea (см. Boas, 1883 и Overton в Bronn's Klassen u. Ordnungen, Bd. V, Abt. II, 1310 и сл.). Из расщепленноногих раков у Mysis мы встречаем типичные spermia flagellifera; у Euphausia это шарообразные клетки без жгута. Впрочем, ни те, ни другие новейшими методами не изучены; в особенности скудны наши сведения о спермиях Euphausia (Sars, 1868). Вряд ли можно сомневаться, что потеря жгута у Euphausia представляет собой вторичное явление, и, может быть, изучение спермиогистогенеза открыло бы нам в той или иной форме остатки жгута и разъяснило бы, не стоит ли и здесь исчезновение жгута в какой-либо связи с выделением хитина. Поэтому, хотя я и называю спермии Euphausia бесхвостыми—s. ecaudata, я оставляю под сомнением полную применимость этого названия: хвост может быть и здесь так или иначе выражен. В этом отношении отсутствие жгута у Euphausia может оказаться весьма интересным фактом, хотя представляется мало вероятным, чтобы s. ecaudata были включены в филогенетический ряд s. flagellifera—s. ecaudata—s. vesiculifera, т. е. что спермии должны были предварительно совсем потерять свой жгут, чтобы потом развиться в такие снабженные хвостовым шипом формы, как у Natantia.

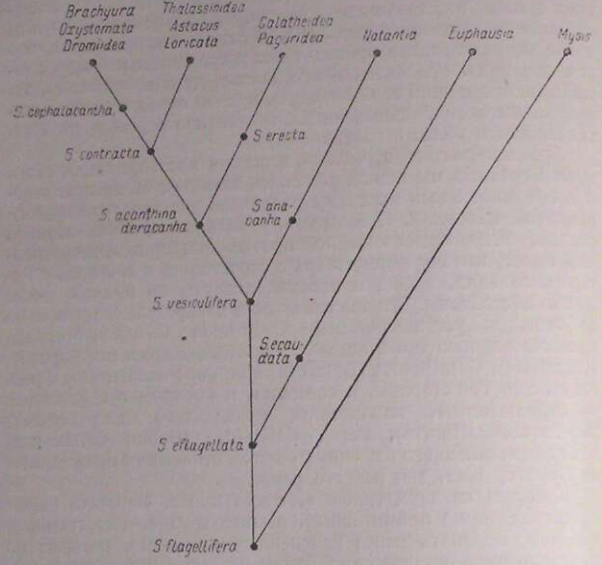
Переходя к выяснению филогенеза спермиев в группе Reptantia, мы прежде всего убеждаемся, что различие между шейными и головными отростками имеет особенно важное значение. Спермии с шейными отростками мы можем назвать spermia deracantha[1], с головными отростками s. cephalacantha. Последние характерны для трех отделов Reptantia по системе Овертона (l. с.), а именно Dromiidea, Oxystomata и Brachyura. Вряд ли можно сомневаться в том, что эти отделы стоят в самом близком генетическом родстве между собой и могут быть противопоставлены остальным Reptantia. Бувье (Bouvier, 1897) на основании сравнительно-анатомических и палеонтологических данных восстанавливает картину филогенеза этой группы от более примитивных Reptantia. В отделе 7-м мы видели, что к тем же результатам приводит нас и сравнительная морфология спермиев. Мы имеем много данных думать, что s. cephalacantha произошли от s. deracanta, причем отростки, укрепленные на митохондральных нитях, постепенно перешли из области шейки в область головки.

Кроме характера отростков, в основу классификации спермиев Reptantia мы можем положить взаимное отношение отделов спермия. Здесь мы также различаем два типа: спермий со втянутой капсулой, s. contracta, у которых капсула втянута в ядро, отделяющееся шейной прослойкой, причем весь спермий имеет поэтому форму шара с отростками, и s. erecta, у которых головка, шейка и капсула втянуты по прямой линии и ясно обособлены. Эти два типа также распределены правильно по отделам, устанавливаемым Овертоном. С одной стороны, s. erecta мы находим в отделах Paguridea (Eupagurus, Pagurus, Paguristes), Galatheidea (Galathea, Munida, Porcellana по Гробену), с другой стороны, s. contracta, к которым относятся все s. cephalacantha, характерны, кроме того, для Loricata (Scyllarus, Palinurus), для Thalassinidea (Gebia, Callianassa) и для единственного изученного в этом отношении представителя Nephropsidea, для речного рака.

Который из двух типов: s. erecta или s. contracta может считаться более примитивным, решить трудно. Естественнее, конечно, признать менее измененными s. erecta, которые по расположению отделов стоят ближе к s. flagellifera, равно как и к s. anacantha креветок. И такое предположение не возбуждало бы сомнений, если бы не распределение обоих типов по систематическим группам. Дело в том, что Paguridea и Galatheidea считаются более молодыми группами в сравнении с Loricata и в особенности Nephropsidea. Но во-первых, это «не более как предположение, которое не может быть подтверждено никакими прямыми палеонтологическими данными и признается вероятным только на основании общего впечатления, которое производит организация этих Decapoda» (Overton, l. с., p. 1317):

[1] δηρή—шея.

А во-вторых, из отдела Nephropsidea, который имеет для наших филогенетических соображений особенно важное значение, так как «должен считаться родоначальным для всех остальных Reptantia» за исключением, может быть, Eryonidea и Loricata, нам известны пока лишь своеобразные спермии речного рака, формы, очевидно резко уклонившейся вследствие перехода из морской воды в пресную. Поэтому, мне кажется, очень мало ве-




роятным выводить s. erecta из s. contracta и в приводимой ниже филогенетической таблице я останавливаюсь на самостоятельном происхождении обеих групп, или, точнее, признаю s. contracta вторично видоизмененными, но не желаю только выводить их из известных нам s. erecta Paguridae и Galatheidae.

Прилагаемая таблица изображает картину развития спермиев Decapoda, конечно, лишь в самых грубых чертах, и я предлагаю ее скорее как материал для проверки и дальнейшей обработки. В мою задачу и не входило разработать сравнительную морфологию спермиев в пределах группы Decapoda во всех подробностях; для этого мною исследовано слишком мало



форм, в особенности в таких интересных отделах, как Natantia и Nephropsidea. Из морских представителей последней группы Nephrops norvegicus, многочисленный на севере, в Средиземном море редок; за годичное в общей сложности мое пребывание в Неаполе и в Виллафранке я ни разу не имел возможности исследовать эту форму. Весьма первобытный отдел Eryonidea трудно доступен для исследования, так как все его представители глубоководные. Есть еще один отдел—внеевропейские Hippidea, спермии которых мне также совершенно неизвестны.

Ввиду этого я полагаю, что тот, кто пожелает посвятить специальное внимание вопросу о филогении спермиев Decapoda, найдет здесь обширное поле для исследований. И если, не обладая достаточным количеством фактов, я остановился все-таки на этом вопросе, то только для того, чтобы показать, что в сравнительной цитологии мы можем пользоваться теми же методами и ставить те же задачи, как в области сравнительной анатомии. Устанавливая гомологию капсулярного отдела s. vesiculifera со жгутиком s. flagellifera, мы шли тем же самым путем, как анатом, сопоставляющий плавник кита с рукой человека и крылом птицы. Проводя различие между шейными отростками s. deracantha и головными s. s. cephalacantha, мы доказывали, что это органы не гомологичные, а аналогичные, как крылья птицы, птеродактиля и летучей мыши; и, как в последнем случае, и для спермиев Decapoda мы видели, что в основе органов только аналогичных лежат гомологичные структуры: митохондральные нити в первом случае и скелет передних конечностей во втором. Наконец, мы убедились в том, что мы можем воспользоваться данными по сравнительной цитологии для установления филогенеза с неменьшим правом, как выбрав для этой цели сравнительную анатомию любого органа; достаточно одного изучения спермиев Dromiidea и Paguridea, чтобы убедиться, что со стороны Мильн-Эдвардса было грубой ошибкой соединить эти группы в одну, противопоставив ее Macrura и Brachyura. Эти факты доказывают, как мне кажется, вполне убедительно ошибочность нередко высказываемого взгляда, будто цитология не может стать сравнительноморфологической наукой.

Глава 2

## БИОФИЗИЧЕСКАЯ

### 1. Вступительные замечания

Содержание настоящей главы было намечено уже в предисловии. Первый вопрос, представляющийся биологу, который пытается применить к жизни клетки физические законы, есть

вопрос об аггрегатном состоянии протоплазмы. Жидкость, протоплазма или твердое вещество? В этом отношении мнения биологов до сих пор расходятся, так как, несомненно, в протоплазме смешаны признаки твердых и жидких тел. Главное отличие жидкого аггрегатного состояния от твердого состоит в том, что твердое тело представляет сопротивление всякому изменению формы, развивая при этом эластическую силу, а жидкость— не эластична, т. е. не сопротивляется изменению формы. Отсюда вытекает, что каждое твердое тело имеет определенную форму, а жидкость собственной формы не имеет и принимает форму вмещающего ее твердого тела, или же, если заключена в другой жидкости, приходит в состояние равновесия, которое определяется силой сцепления частиц самой жидкости, равно как притяжением ее частиц к частицам окружающих жидкостей. Есть форма, чрезвычайно характерная для жидкости—шарообразная; эту форму принимает капля жидкости, когда на нее не действуют какие-либо ориентированные в определенном направлении силы, например, когда капля взвешена в жидкости того же удельного веса, как в известном опыте Плато.

Стремление жидкой капли принять шарообразную форму является весьма важным признаком жидкого аггрегатного состояния для биолога, который задается вопросом об аггрегатном состоянии протоплазмы. И мы замечаем это стремление в очень многих случаях. Прежде всего шарообразная форма является одной из наиболее распространенных для клетки; примером могут служить яйца большинства животных и растений. Если в тканях многоклеточных организмов шарообразная форма клеток встречается редко, то это зависит от того, что здесь соседние клетки давят друг на друга и потому не могут быть сравнены со свободными каплями жидкости. Но если их освободить—расщипать, например, ткань печени, или разделить по способу Гербста лишенной кальция морской водой бластомеры бластулы морского ежа, то мы увидим, что по устранении давления клетки принимают шарообразную форму. Для многих одноклеточных, которые, будучи свободными клетками, имеют определенную или изменяющуюся, но не шарообразную форму, характерна способность превращаться в шар, например, при инцистировании. Если искусственно отрезать кусок протоплазмы от амебы, плазмодия миксомицета, или например эпителиальной клетки высшего животного, то мы обыкновенно замечаем, что оторванный кусок немедленно принимает форму сферической капли. Ядро внутри клетки также чаще всего имеет сферическую форму и держит себя, как капля жидкости внутри другой капли. В этом отношении интересны опыты Альбрехта (Albrecht, 1903), который, освобождая ядра двух клеток, сближал их между собой, и оба ядра сливались в одну большую сферическую каплю, как слились бы две капли любой жидкости, стремясь при данном объеме иметь наименьшую поверхность.



В тех случаях, где замечаются подобные явления, мы имеем основания думать, что перед нами действительно жидкая протоплазма. Иногда мы можем убедиться в этом с еще большей очевидностью непосредственно, как это сделал впервые Пфеффер (Pfeffer, 1896), который вводил в протоплазму плазмодия миксомицета кристаллики разных трудно растворимых веществ. Сначала твердый кристаллик оказывался со всех сторон окруженным протоплазмой, но по мере того, как вещество растворялось, вокруг него возникала капля жидкости, вакуоля. Такая вакуоля обыкновенно имела строго сферическую форму, стало быть, она не испытывала односторонних давлений со стороны окружающей протоплазмы; а это было бы неизбежно, если бы протоплазма обладала эластичностью и сопротивлялась изменению формы: если вакуоля при своем разрастании сталкивается с песчинками или с другими твердыми телами, то она не может оставаться сферической. В этом эксперименте мы имеем прямой путь для того, чтобы убедиться, что протоплазма в данном случае находится в жидком аггрегатном состоянии[1]. Косвенным образом мы убеждаемся в этом, наблюдая в самых разнообразных клетках вакуоли сферической формы.

Таким образом, ряд фактов убеждает нас, что во многих случаях как протоплазма (подразумевая под этим термином вещество клеточного тела), так и кариоплазма находятся в жидком аггрегатном состоянии. Но, с другой стороны, не менее общими для клеток следует признать и некоторые характерные особенности твердых веществ. Кроме клеток шарообразных или могущих принять шарообразную форму, мы встречаем немало таких, которые имеют постоянную, иногда чрезвычайно сложную форму вне зависимости от давления со стороны других клеток. Наиболее простой случай мы имеем в клетках растительных, снабженных твердой оболочкой из клетчатки, и этот случай мы анализируем внимательнее.

Типичная растительная клетка, например клетка какой-либо морской водоросли, имеет совершенно определенную форму, положим, форму цилиндра или призмы. На рис. 22 *b* изображена одна из таких клеток при рассматривании в нормальных условиях—в морской воде. Мы видим оболочку—обыкновенно с закругленными углами—под нею слой протоплазмы, внутри большая вакуоля. Содержимое этой вакуоли приблизительно

[1] Кроме пфефферовского, можно указать еще один легко наблюдаемый случай образования сферических вакуолей. Когда Paramaecium (или другая инфузория) заглатывает в капле воды кучу бактерий, эта капля проходит сначала через воронкообразную глотку сложной формы, но, попав в протоплазму, сразу становится сферической.

изосмотично с окружающей средой, в данном случае с морской водой; почему только приблизительно—увидим ниже. Производим обычный плазмолиз, заменяя обыкновенную морскую воду концентрированной: плотоплазма отстает от оболочки и свертывается в шар, содержащий уменьшившуюся в размерах вакуолю (рис. 22 *a*). Последняя принимает при этом также сферическую форму: жидкая протоплазма не представляет этому сопротивления, между тем как в морской воде вакуоля не имеет шарообразной формы вследствие сопротивления твердой оболочки. Последняя после того, как протоплазма при плазмолизе

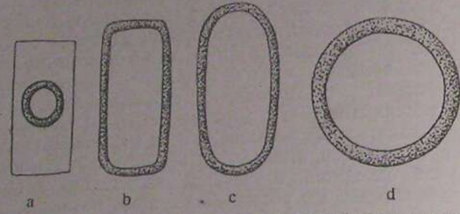



Рис. 22. Плазмолиз снабженной твердой оболочкой клетки морской водоросли (схемат.).

a—в гипертоническом растворе (концент. морская вода); b—в морской воде или изотоническом растворе; с и d—в гипотоническом растворе.

от нее отстала, также изменила несколько свою форму, причем углы заострились. На стадии рис. 22 *a* твердая оболочка находится в своем нормальном состоянии, так как и снутри и извне на нее действуют равные силы—осмотическое давление концентрированной морской воды; в таком нормальном состоянии остается оболочка и по смерти клетки, когда протоплазма сгнивает. Закругленность углов на стадии рис. 22 *b* показывает, что здесь твердая оболочка находится уже не в нормальном, а вынужденном состоянии. Сила, которая требуется для приведения оболочки в такое вынужденное состояние, берется из внутреннего тургора клетки, т. е. из избытка ($T$) внутреннего осмотического давления ($I$) над внешним ($E$): $I=E+T$. Сила $T$ распределяется по поверхности неравномерно, но в обратной зависимости от радиуса кривизны; потому-то на стадии рис. 22 *b* ее влияние сказалось прежде всего в закруглении углов. Мы можем увеличить $T$, переводя клетку в разбавленную морскую воду: так как из вакуоли соли не могут выходить наружу сквозь полупроницаемую протоплазматическую перепонку, то вода входит извне в вакуолю и оболочка еще более растягивается (рис. 22 *c*), причем вся клетка стремится принять



шарообразную форму. В идеальном случае, при достаточной интенсивности величины $T$, клетка может в сильно разведенной морской воде принять совершенно шарообразную форму (рис. 22 *d*), подобно тому как растяжимую каучуковую фигурку (sterbender Teufel немецких авторов) можно раздуть почти до шара. Однако с растительными клетками (правда, при весьма ограниченном числе объектов) мне этого не удавалось: в сильно разведенной морской воде или лопаются оболочки, или же, чаще, разрушается полупроницаемая протоплазматическая перепонка; тогда соли выходят из вакуоли наружу, $E$ сравнивается с $I$ и оболочка приходит в нормальное состояние (рис. 22 *a*).

В этом простейшем случае причина формы клетки, очевидно, и лежит вне протоплазмы, которая сохраняет свойства жидкой протоплазмы амебы, но оказывается заключенной в замкнутый цилиндрический сосуд из твердого вещества. Следует, впрочем, заметить, что с теоретической точки зрения нет необходимости, чтобы сосуд, придающий форму жидкой капле, был замкнут со всех сторон. Плато показал, что можно придавать жидкой капле чрезвычайно разнообразные формы, если подвешивать ее к тем или иным фигуркам из смачиваемой жидкостью проволоки. Подвешивая каплю на кольцо, получаем более или менее выпуклую линзу; надевая на каплю два кольца, получаем цилиндр или—при раздвигании колец—форму песочных часов; длинные тонкие цилиндры—жидкие нити—можно получить, наливая жидкость в спираль с частыми оборотами; при хорошем смачивании, т. е. при достаточно сильном сцеплении между данным твердым телом и данной жидкостью вокруг твердой нити, возникает цилиндрическая жидкая оболочка и т. д. Кривизну поверхности жидкости можно вычислять для каждого случая математически точно.

Насколько мне известно, до меня[1] еще никто не применял с достаточной определенностью вышеуказанных экспериментов Плато для объяснения формы клеток. А между тем соединение жидкой протоплазмы с твердыми формативными образованиями чрезвычайно широко распространено в особенности в животных клетках, лишенных типичной для растительных клеток твердой оболочки. Именно присутствием таких-то прилипших с поверхности к жидкой протоплазме или заключенных внутри нее твердых нитей, сетей и пр., которые по большей части трудно открыть, не прибегая к специальным методам, и объясняется, как я постараюсь показать ниже, определенная внешняя форма животной клетки или ее частей.

[1] См. мое предварительное сообщение в Biolog. Centralblatt, T. 23, № 20, 1903; напечатано в настоящем издании, стр. 36.

Твердая оболочка растительных клеток представляется с первого взгляда как бы посторонней по отношению к живой жидкой протоплазме и может показаться, что к вопросу об аггрегатном состоянии живого вещества развитие «мертвой» твердой оболочки у растительных клеток никакого отношения не имеет. Но с заключенными в протоплазме твердыми нитями, сетями и пр. дело обстоит иначе. Как мы увидим ниже, роль твердых формативных образований выполняют иногда такие важные части клетки, как центральные тельца; хроматин во многих случаях является также веществом твердым. Таким образом, изучение твердых формативных образований в клетке, которому по отношению к спермиям Decapoda посвящена настоящая глава, стоит в тесной связи с вопросом об аггрегатном состоянии протоплазмы. Предлагаемое здесь решение этого вопроса таково: клетка представляет собой в большинстве случаев механизм, состоящий из жидких веществ и твердых частей. Разъяснить в биофизическом смысле строение клетки, имеющей определенную форму, значит открыть в ней формативные твердые образования и показать, каким образом они сдерживают пристающие к ним жидкие составные вещества протоплазмы.

* * *

Прежде чем перейти к выполнению этой задачи по отношению к спермиям Decapoda, я должен остановиться на одном возможном возражении: не слишком ли обострено в предыдущем изложении различие между твердым и жидким аггрегатным состоянием, и нельзя ли предположить, что протоплазма находится в состоянии промежуточном? Часто цитологи, говоря о протоплазме, называют ее «вязкой», пытаясь таким образом определить, что она ни жидка и ни тверда. Но, конечно, этот термин точного физического смысла не имеет, раз отличительным признаком твердого тела мы признаем эластичность, т. е. сопротивляемость изменению формы. Пока эластичность, как бы она ни была мала, имеется налицо, мы имеем дело с твердым телом; когда она равна 0, тело жидкое.

Протоплазму называют также нередко «студенистой», и этот термин, конечно, более научный, чем «вязкая», так как он указывает на состав протоплазмы из коллоидов. Изучению свойств коллоидального состояния посвящается за последнее время много работ, которые представляют большую важность для биолога[1].

[1] Для ориентировки в литературе о коллоидах применительно к интересам биолога см. статьи P a u l i в Ergebnisse der Physiologie, а также R. H ö b e r, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, гл. 8. стр. 146—171.



К коллоидам принадлежат вещества с большими молекулами, стало быть, и все белки. Растворы коллоидов отличаются (без резкой, однако, границы) от растворов кристаллоидов ничтожным осмотическим давлением, неспособностью к диффузии и пр. Для нас особенно интересна способность коллоидальных растворов превращаться при известных, прежде всего температурных, условиях в студень. Для краткости коллоидальный раствор обозначают термином с о л (Sol), а студень ж е л[1] (Gel). Если сол с физической точки зрения является несомненной жидкостью[2], то жел соединяет в себе признаки жидкого и твердого аггрегатного состояния. Жел может иметь определенную форму: плотный студень режется на куски с острыми краями, мягкий также можно разрезать на куски, но с тупыми закругляющимися краями; в последнем случае мы имеем, очевидно, дело со стремлением жидкости принять сферическую форму— стремлением, которое сдерживается здесь слабо выраженными твердыми свойствами жела.

Ввиду сказанного казалось бы естественным вместо того, чтобы отыскивать в клетке твердые и жидкие части, просто признать, что протоплазма имеющих определенную форму клеток состоит из коллоидов в стадии жела. Но такое решение было бы совершенно неправильным, ненаучным; оно ничего не объяснило бы нам, так как мы до сих пор не можем вполне объяснить и удивительные свойства жела. А то, что мы знаем до сих пор в этом отношении, приводит нас к заключению, что причина промежуточных свойств жела та же самая, которую мы устанавливаем для живого вещества, для клетки. Жел представляет собой не однородное вещество, а смесь двух фаз: твердой и жидкой.

Образование жела из сола впервые наблюдал под микроскопом Бючли (Bütschli, 1896), который показал, что при этом обособляется твердый ячеистый скелет, причем содержимое ячеек остается жидким. Позднее Гарди (Hardy, 1899) описал иной способ образования жела: в твердом виде коллоид может выпадать в виде зерен, которые сближаются, склеиваются между собой и образуют твердые нити и сети. Гарди выяснил далее, что оба способа образования твердого скелета жела не представляют резкого различия, так как один и тот же коллоид в зависимости от концентрации может выпадать то в виде сети, то в виде ячеистого скелета.

При превращении сола в жел в зависимости от внешних условий и концентрации может выпадать в твердом виде то боль-

[1] Это правописание кажется мне предпочтительнее нередко употребляемых германизированных терминов «золь» и «гель».

[2] Раствор ли это или жидкость с взвешенными твердыми частицами—для нас не имеет значения.

шее, то меньшее количество коллоида: остальное количество остается в растворе. Таким образом, в желе преобладают признаки то жидкости, то твердого тела. Потому-то и может казаться, что жел представляет собой переходное аггрегатное состояние между твердым и жидким.

Итак, мы убеждаемся, что желаем ли объяснить форму клетки или форму того или иного студня, мы не можем прикрываться введением неясного с физической стороны понятия о переходном состоянии, а должны искать, где находятся те твердые структуры, которые придают внешнюю форму системе.

* * *

Дальнейшее изложение настоящей главы распадается на три параграфа. В ближайшем мы займемся зависимостью внешней формы спермиев Decapoda от осмотического давления; здесь мы установим основной факт: присутствие в наших клетках твердых эластических образований, которые сопротивляются изменению формы в зависимости от интенсивности действующей силы; установим далее, что эластичность этих образований часто весьма совершенна, так как форма клетки после резкого видоизменения по устранении действующей силы снова восстановляется. В следующем параграфе мы займемся детальным изучением определяющих форму твердых образований: нитей, спиралей, сетей. Наконец, в последнем параграфе настоящей главы мы остановимся на развитии спермия из сперматиды, которая первоначально состоит исключительно из жидких веществ; и здесь мы познакомимся с процессом становления формы, с тем, как желы постепенно образуются из солов. В каждом из этих параграфов нам придется предварительно указать методы исследования.

## 2. Зависимость формы спермиев Decapoda от осмотического давления

Согласно исследованиям Ботацци (Botazzi, 1897) может считаться установленным, что у морских беспозвоночных и низших рыб жидкости тела изосмотичны с морской водой. Поэтому морская вода является нормальной физиологической жидкостью для исследования спермиев морских Decapoda подобно тому, как для исследования тканей лягушки употребляется 0,6% «физиологический» раствор NaCl, а для тканей человека 0,9%. Испаряя морскую воду до половинного объема, я получал концентрированный вдвое раствор, который буду обозначать «морская вода 2». Разбавляя ее в мензурке дестиллированной водой, я получал разведенную «морскую воду $^1/_5$, $^2/_5$, $^3/_5$» и т. д.



Для постановки более точных сравнительных экспериментов с осмотическим давление необходимо было перейти от морской воды к определенным химическим растворам. Следуя де Фризу (de Vries, 1884), который установил основные факты в области учения об осмотическом давлении, я остановился прежде всего на калийной селитре $KNO_3$. Прямые наблюдения (см. ниже) показали, что морская вода $^1/_5$ приблизительно изосмотична с 1% раствором $KNO_3$. Переходя от селитры к другим веществам, я пользовался для определения изосмотических растворов прямо таблицей де Фриза и принимал, что 1% $KNO_3$=0,56%, NaCl=0,85%, $NaNO_3$=3,7 $MgSO_4$ и т. д.; следуя де Фризу, я принимал также, что вдвое более крепкие растворы перечисленных веществ также изосмотичны между собой.

Несомненно, данные, которые мы находим в таблице де Фриза, в настоящее время устарели. При помощи криоскопического метода и определения электропроводности удалось установить цифры более точные, а допущение, что растворы, вдвое более крепкие, чем изосмотические, также изосмотичны между собой, и теоретически неправильно, в особенности по отношению к растворам электролитов. К сожалению, однако, когда я производил свои эксперименты (зимой 1902/03 года), я не мог пользоваться таблицами в превосходной книге Гамбургера [1], которая в настоящее время должна быть настольной при всяких экспериментах подобного рода. До появления в свет этой книги новейшие данные по физической химии были разбросаны по разным специальным изданиям, которые совершенно недоступны для зоолога, работающего на приморской станции. И, конечно, при таких условиях работы еще менее можно требовать, чтобы зоолог сам определял электропроводность или точку замерзания растворов.

Отмечая устарелость тех данных, которыми я пользовался, я, однако, не думаю, чтобы это обстоятельство отразилось сколько-либо существенно на полученных ниже результатах, так как эти неточности лежат в пределах погрешности опыта; не стремясь к излишней в данном случае точности, я намеренно из чисел де-Фриза откидывал обыкновенно вторую десятичную цифру, а указанные неточности де Фриза редко переходят за первую десятичную цифру [2].

[1] H. J. Hamburger, Osmotischer Druck und Ionenlehre in den medizinischen Wissenschaften, Wiesbaden, 1902—1904; три тома.

[2] 1,01% раствор $KNO_3$ по Loomis (из Hamburger l. c. таблица на стр. 87) имеет Δ (понижение точки замерзания)=0,3314. По данным того же автора (Hamburger, стр. 83) соответствующую величину Δ мы находим для 0,53% раствора NaCl. А де Фриз принимает изосмотичным 1,01% раствору $KNO_3$—0,56% раствор NaCl. Соответствующие поправки для изосмотичного 1,01% $KNO_3$ $NaNO_3$ вместо де-фризовского 0,85—0,83% и т. д. Для тростникового сахара по данным Raoult

Для экспериментов я приготовлял обыкновенно крепкие растворы (например 5,05% раствор $KNO_3$) и взяв 10—20 см³ этого раствора, разбавлял в мензурке (с делениями с 1 см³) дестиллированной водой для получения растворов более слабых. Уже этот метод показывает, что мне не требовалась особая точность—вторые десятичные цифры. Такая точность была бы совершенно излишней, так как для постановки эксперимента приходится вносить в приготовленный раствор (5—10 см³) кусочки семенника или receptaculum seminis с некоторым, неопределимым точнее количеством серума или морской воды; и я предпочитал оставлять эти кусочки в растворе короткое время (5—10 минут), чтобы избежать химического действия раствора. Удобнее, однако, наблюдать действия измененного осмотического давления иным способом, не выпуская под микроскопом из глаз исследуемой клетки, причем капля раствора подливается к одному краю покровного стеклышка, а от другого края жидкость отсасывается пропускной бумажкой. Понятно, что уже испарение является здесь более существенным источником погрешности, чем недостаточная точность данных де Фриза.

Объектом моих первых наблюдений над зависимостью формы спермия от осмотического давления были спермии Inachus scorpio. Это типичные s. contracta cephalacantha крабов; кроме одного главного кольца из 4—7 длинных головных отростков, имеется несколько направленных кпереди коротких отростков на проксимальном конце головки. Заменяя обыкновенную морскую воду разбавленной, я заметил под микроскопом характерные, как мне казалось, «движения» спермиев: в разбавленных растворах отростки укорачивались, в более концентрированных удлинялись. Сначала я думал, что вижу действительно движения спермиев, при которых изменение концентрации играет роль раздражителя. Для проверки я поставил ряд более точных экспериментов с действием различных растворов $KNO_3$; на рис. 23 изображены результаты этих экспериментов, причем для каждой стадии даны два рисунка: вид спереди и вид сбоку.

В 5% растворе $KNO_3$ (*b*) спермии имеют приблизительно такой же вид, как в серуме или морской воде с длинными, искривленными, слегка закрученными главными отростками. Искривление и закручивание выражено еще сильнее в 10% $KNO_3$ (*a*). В 3% $KNO_3$ происходит уже заметное сокращение отростков (*c*), которые при дальнейшем разбавлении раствора

получается несколько большая цифра в сравнении с де-фризовской: вместо 5,13—5,93; но, во-первых, цифры, которые получал Raoult, обыкновенно несколько выше цифр Loomis; во-вторых, разница окажется менее велика, если примем во внимание абсолютную высоту цифры.



постепенно укорачиваются. В 2% растворе (*d*) замечаем характерную стадию: отростки еще заметны в виде ясно обособленных конических придатков, но при дальнейшем разбавлении (1,5% $KNO_3$, рис. 23 *e*) эти придатки исчезают и на месте их остаются лишь острые углы, которые затем (1,25 $KNO_3$ рис. 23 *f*) превращаются в тупые. Наконец, в 1% $KNO_3$ последние следы отростков исчезают, и спермии превращаются в шары (*g*). Это постепенное превращение спермиев в шары видно еще яснее при сопоставлении боковых изображений спермиев (рис. 23 справа). При этом мы можем установить один важный факт: по мере укорачивания отростков спермий вместо того, чтобы сокращаться, увеличивается в объеме, клетка, так сказать, раздувается в шар, причем отростки втягиваются. При дальнейшем уменьшении концентрации раствора шарообразные спермии раздуваются еще более и лопаются.

Не следует думать, что если мы рассматриваем спермии из receptaculum seminis, полежавшего несколько минут, например в 1,5% $KNO_3$, то все без исключения клетки находятся в том виде, как изображено на рис. 23 *e*; спермии обладают индивидуальностью и одни из них оказываются ближе к рис. 23 *d*, другие—к рис. 23 *f*. Но просматривая на препарате в одном и том же поле зрения сотни спермиев, можно при некотором навыке безошибочно определять стадию.

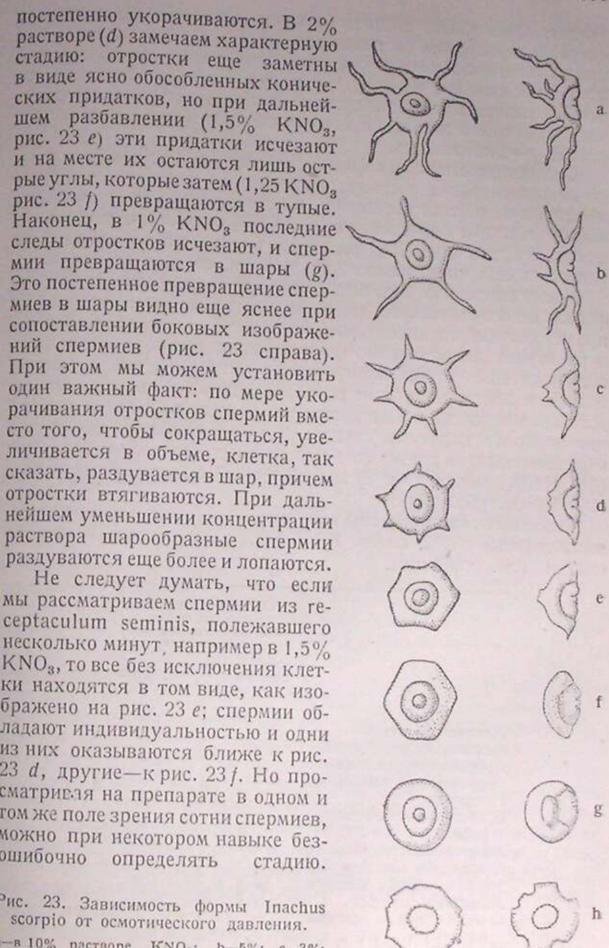



Рис. 23. Зависимость формы Inachus scorpio от осмотического давления.

*a*—в 10% растворе $KNO_3$; *b*—5%; *c*—3%; *d*—2%; *e*—1,5%; *f*—1,25%; *g*—1%; *h*—после 3-часового пребывания в 7% глицерине.

Поучительно также следить за изменениями одного и того же спермия, пропуская растворы под покровным стеклышком. Так как для этого необходимо отметить один какой-нибудь спермий и не упускать его из виду, несмотря на токи жидкости, то удобно выбирать для этой цели не свободные спермии, а остающиеся случайно цельными мелкие сперматофоры с немногими, иногда 1—2 спермиями.

Следует заметить, что форма спермия зависит исключительно от концентрации раствора, в котором он находится в данный момент, а не от того состояния, в котором он находился ранее. Форму рис. 23 *d* принимают в 2% $KNO_3$ спермии, перенесенные как из 3%, так и из 1,5% раствора. Один и тот же спермий на наших глазах то втягивает, то вытягивает свои отростки.

Уже в описанном ряде экспериментов зависимость изменения формы от осмотического давления настолько ясна, что падает предположение, не имеем ли мы здесь дело с движением спермия и не играет ли изменение концентрации раствора лишь роль раздражителя. Чтобы окончательно устранить это предположение, я поставил другой ряд сравнительных экспериментов. Для сравнения действия растворов разных веществ я выбрал две наиболее типичных стадии: 1) когда отростки имеют вид едва заметных, но все же ясно выраженных конических выступов (2% $KNO_3$, рис. 23 *d*) и 2) когда спермий превращается в шар (1% $KNO_3$, рис. 23*g*).

Оказалось, что растворы всех испробованных мною веществ, изосмотичные с 2%, соотв. 1% $KNO_3$, дают постоянно эти две стадии (см. таблицу).

| | Процентная концентрация растворов, в которых спермии принимают форму | |
|---|---|---|
| | рис. 23 *d* | рис. 23 *g* |
| Хлористый натрий | 0,6 | 1,2 |
| Азотнокислый натрий | 0,85 | 1,7 |
| Азотнокислый калий | 1 | 2 |
| Сернокислый аммоний | 1 | 2 |
| Глицерин | 1,4 | 2,8 |
| Щавелевокислый калий (крист.) | 1,4 | 2,8 |
| Лимоннокислый калий | 1,8 | 3,7 |
| Щавелевая кислота | 1,9 | 3,8 |
| Виннокаменная кислота | 2,2 | 4,5 |
| Лимонная кислота | 3,1 | 6,2 |
| Сернокислый магний (крист.) | 3,7 | 7,4 |
| Тростниковый сахар | 5 | 10 |



Таким образом, окончательно устанавливается тот факт, что *изменение формы спермиев стоит здесь в прямой и исключительной зависимости от осмотического давления и вне всякой зависимости от химического характера реактива*; это, стало быть, не сложное физиологическое явление раздражимости, а физическое явление, подобное плазмолизу и подчиненное простым законам.

Ввиду сказанного выше об индивидуальности отдельных спермиев вопрос о неточности при вычислении изосмотических растворов совершенно устраняется. Но для того чтобы у читателя не возникло преувеличенного представления о несовершенстве методики, я отмечу одно обстоятельство. Когда я испытывал действие раствора $MgSO_4$, я был удивлен резким уклонением от ожидаемых результатов: раствор, который я по де Фризу считал изосмотичным с 2% $KNO_3$, давал картины рис. 23 *e* и 23 *f* вместо ожидаемых 23 *d*. Так как это было в начале моих сравнительных экспериментов, то, пораженный этим отступлением, я думал было отказаться от своей теории и заключить, что изменение формы спермия зависит не только от физико-химических, но и от чисто химических причин или даже является сложным физиологическим актом. Однако недоразумение разъяснилось: оказалось, что при вычислении я не принял во внимание кристаллизационной воды $MgSO_4$ и когда я внес эту поправку, результаты получились согласные с ожидаемыми.

Вообще я полагаю, что при этом методе можно достигнуть очень высокой точности, если ставить опыты с особенной тщательностью и наблюдать за изменением одного спермия.

Для многих растворов, в особенности органических, определение Δ по криоскопическому методу весьма затруднительно, если не невозможно, что может оказаться также имеющим место и по отношению к определению электропроводности. В таких случаях для установления молекулярного веса вещества приходится определять изосмотичность его растворов с растворами других веществ или по методу де Фриза, причем изосмотичными признаются растворы, которые вызывают первые признаки плазмолиза у данных растительных клеток, когда только в углах плазма начинает отставать от оболочки; или же по методу Гамбургера, заставляя испытуемые растворы действовать на красные кровяные тельца известного позвоночного: растворы, разбавленные настолько, что в них появятся первые признаки окраски от выступающего из кровяных телец гемоглобина, признаются изосмотичными.

*Я полагаю, что наряду с этими двумя осмотическими методами определе-*

ния молекулярного веса может быть поставлен и предлагаемый мною метод: раствор испытуемого вещества, вызывающий превращение спермиев Inachus scorpio в шар, изосмотичен с 1% раствором $KNO_3$ или 5,13% раствором тростникового сахара (0,15 нормального раствора), а, стало быть, если мы имеем дело с органическим, не диссоциирующим веществом, испытуемый раствор содержит на 1 л воды 0,15 грамм-молекулы данного вещества.

Мы можем теперь остановиться несколько внимательнее на процессе изменения формы спермиев, и мы всего проще поймем происходящие здесь явления, если сопоставим их с плазмолизом у растительных клеток. Изображающие последний рис. 22 *a—e* совершенно точно совпадают с рис. 23 *d—g*, и уже одно это обстоятельство доказывает однородность явлений в обоих случаях. Как в растительной клетке, так и в спермии Inachus должен существовать, если не твердая оболочка, то, выражаясь более обще, твердый скелет, имеющий определенную форму и сдерживающий приставшие к нему жидкие составные части протоплазмы. «Нормальное» состояние этого скелета, т. е. то состояние, в котором он находится, когда на него не действуют никакие внешние силы, близко к тому, которое имеется налицо, если спермий находится в серуме или морской воде (рис. 23 *b*). В растительной клетке определить это нормальное состояние легче: стоит перевести ее из морской воды в более концентрированный раствор, произойдет типичный плазмолиз, протоплазма отстанет от оболочки, перестанет давить на нее, и оболочка из слегка измененного «вынужденного» состояния (рис. 22 *b*) перейдет в «нормальное» состояние (рис. 22 *a*). Если мы поступим таким же образом со спермиями Inachus scorpio, то мы не заметим типичного плазмолиза, т. е. отставания протоплазмы, и здесь, несомненно, сжимающейся вследствие отдачи воды. Хотя мне не удалось у Inachus прямо наблюдать твердого скелета, но во многих других случаях (Dromia, Homola, Herbstia, Paguridae, Galathea и пр.) он виден ясно и особенно легко обнаруживается, как мы рассмотрим подробнее в следующем параграфе, при действии концентрированных растворов, причем отдельные твердые нити резко выступают, как ребра у исхудалого человека. В противоположность растительным клеткам протоплазма здесь не отслаивается от твердого скелета, очевидно, потому, что прилипает к нему благодаря силе сцепления. Поэтому, сжимаясь вследствие отдачи воды в окружающую среду (концентрированную морскую воду), протоплазма тянет с собою и приставший к ней скелет: отростки становятся тоньше, искривленнее (ср. рис. 23 *g* с рис. 23 *f*). Если бы сила сцепления между протоплазмой и целлюлезной оболочкой в растительных клетках была достаточно велика, то и здесь не происходило бы настоящего плазмолиза, т. е. отслаивания протоплазмы, но при действии концентрированных растворов клеточная оболочка втягивалась бы внутрь и углы еще более заострялись бы. Как бы то ни было, я вряд ли ошибаюсь, допуская, что нормальное состояние твердого скелета спермия Inachus близко к тому, которое изображено на рис. 23 *b*.



При действии разведенной морской воды или других гипотонических растворов происходит опять-таки то же самое, что у растительных клеток. Вода входит извне внутрь протоплазмы через полупроницаемую оболочку для того, чтобы восстановить осмотическое равновесие, тогда как растворенные внутри вещества через эту оболочку наружу выйти не могут. Следствием этого является увеличение объема клетки, а стало быть, и растягивание твердого скелета. При этом возникает внутренний тургор (*T*), т. е. избыток внутреннего осмотического давления над внешним, идущий на преодоление эластичности твердого скелета, который выводится из нормального состояния в вынужденное. Этот внутренний тургор, точно так же как в случае растительных клеток, неравномерно распределяется по поверхности: так как жидкая протоплазма стремится принять шарообразную форму, то растяжение твердого скелета происходит особенно сильно в тех местах, где радиус кривизны наименьший или даже—как в местах прикрепления отростков—имеет отрицательную величину. Потому-то по мере уменьшения осмотического давления снаружи, а стало быть, по мере разбухания клетки и увеличения ее внутреннего тургора (*l*), форма клетки все более и более приближается к шарообразной. В 1% $KNO_3$, когда спермий превращается в шар, избыток внутреннего осмотического давления над внешним (*T*) доходит как раз до той величины, которая требуется для выведения твердого скелета из нормального состояния в вынужденное, шарообразное. При дальнейшем увеличении силы *T* происходит постепенное раздувание шара, пока он не разорвется, т. е. пока полупроницаемая оболочка и сдерживающий ее скелет не лопнут; или же может получиться обратное явление: те части скелета, которые раньше обусловливали развитие отростков, будут теперь сдерживать раздувание спермия, а потому в этом месте образуются ямки, как это мы действительно замечаем иногда у Inachus (рис. 23 *h*).

Есть одно обстоятельство, которое может возбуждать сомнение, правильно ли наше сопоставление между изменением

формы спермия и плазмолизом растительных клеток. Внутри последних мы замечаем большую вакуолю, которая, очевидно, наполнена солевыми растворами, и именно эта вакуоля реагирует на изменение осмотического давления извне, то вбирая в себя воду, то выпуская ее. В спермиях Inachus такой одной большой вакуоли обыкновенно нет; но это, конечно, не значит, что в протоплазме спермия Inachus нет соляных растворов. То, что мы знаем о коллоидах, свидетельствует, несомненно, об их сродстве к воде, которая жадно притягивается ими. Может быть, водные растворы в спермии Inachus заключены внутри пенистых ячеек, как полагает Бючли; в таком случае мы можем назвать эти растворы термином Бючли «Enchylemmawasser». Но так как этих ячеек на живых спермиях не видно, то я предпочитаю вместе с Пфеффером обозначать внутреннее давление в клетке термином «Imbibitionsdruck». Как бы то ни было, это различие несущественно, так как на той стадии, когда набухание клетки водой достигает максимума, мы видим в спермии большие ясно обозначенные вакуоли, которые образуются или в области шейки (рис. 23 *g*), или же в тех местах, где раньше были отростки (рис. 23 *h*).

Укажу еще на одно отличие между изменением формы Inachus и плазмолизом растительных клеток—различие во времени, потребном для окончания реакции. У спермиев Inachus влияние осмотического давления сказывается почти мгновенно—через несколько минут можно быть вполне уверенным, что реакция закончилась и дальнейшего изменения не произойдет. При плазмолизе растительных клеток из осторожности следует подождать несколько часов, даже сутки. Дело в том, что целлюлезная оболочка, будучи вполне проницаемой как для воды, так и для растворенных в воде веществ, тем не менее значительно задерживает обмен между наружной средой и протоплазмой. В спермиях Inachus полупроницаемая протоплазматическая оболочка непосредственно соприкасается с наружной средой, а потому никакой задержки и не происходит. Быстрота реакции является весьма выгодным отличительным признаком моего метода определения изосмотических растворов и молекулярного веса в сравнении с де-фризовским.

* * *

Хотя мы и не видим в спермиях Inachus оболочки или скелета, но эксперименты с влиянием осмотического давления на внешнюю форму являются самым точным физическим методом, чтобы убедиться в том, что твердый скелет здесь имеется. Признак твердого тела есть сопротивление изменению формы. Для того чтобы произвести данное изменение формы, необходимо действие внешней силы определенной высоты; и чем больше эта внешняя сила, тем резче изменение формы. Изменяя осмотическое давление во внешней среде, мы имеем возможность изменять силу $T$, вызывающую изменение формы. И при помощи наших экспериментов мы убедились, что величина изменения формы есть функция силы $T$.



Наши эксперименты убеждают нас не только в том, что спермии Inachus обладают эластичностью, т. е. сопротивляются изменению формы, но также и в том, что эта эластичность весьма совершенна, т. е. по устранении действующей силы подвергнувшаяся изменению форма снова восстановляется без каких бы то ни было остаточных изменений. В этом отношении поучителен один из моих экспериментов. Отыскав спермий, лежащий одиноко в большом сперматофоре и потому легко отличимый от соседних, я в продолжение целого часа экспериментировал с ним, до двадцати раз сменяя под покровным стеклышком растворы разного химического состава и разного осмотического давления. И в конце часа эластичность оказывалась не менее совершенной, чем вначале: 1% $KNO_3$ вызывал раздувание спермия в шар, который в морской воде выпускал отростки нормальной длины.

* * *

Явление изменения формы в зависимости от осмотического давления замечается у спермиев всех Decapoda, и везде повторяется основной факт: для определенного изменения формы требуется определенная сила (внутренний тургор $T$), что имеет место при определенном осмотическом давлении в наружной среде. Однако не во всех спермиях эластичность твердого скелета так совершенна, как в спермиях Inachus, в которых по миновании сильного давления, превращающего клетку в шар, форма приходит в прежнее нормальное состояние, не претерпевая, повидимому, никаких остаточных изменений. В большинстве других случаев сколько-нибудь значительная деформация вызывает более или менее резкие остаточные изменения в твердом скелете, и клетка уже не может вернуться в свое прежнее состояние, как воск не может вернуть прежней, насильственно измененной формы.

Среди s. contracta cephalacantha я нашел несколько таких, эластичность твердого скелета которых достигает той же сте-

пени, как у Inachus. На рис. 24 и 25 я изображаю зависимость формы спермия от осмотического давления для Homola cuvieri и Dromia vulgaris. Спермий Dromia—с тремя короткими головными отростками, спермий Herbstia—с четырьмя длинными, причем три сидят по окружности, а один обращен вперед. Мы наблюдаем уже знакомые нам факты, а именно при уменьшении

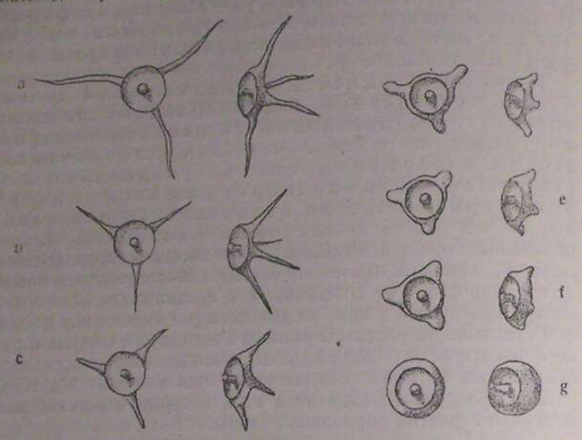



Рис. 24. Спермий Homola cuvieri в растворах $KNO_3$ различной крепости. a—5%; b—3%; c—2%; d—1,5%; e—1,25%; f—1%; g—0,75%.

осмотического давления—втягивание отростков, постепенное приближение к шарообразной форме, увеличение объема; только вакуоли на последней стадии обыкновенно не образуются. Шарообразная стадия, как и следовало ожидать, в разных случаях достигается при различном осмотическом давлении: у Inachus в 1% $KNO_3$, у Homola—в 0,75%, у Dromia—в 1,25%. Как уже сказано выше, эластичность скелета в этих случаях весьма совершенна: можно по нескольку раз переводить спермии из нормального состояния в шарообразное и наоборот, и никаких остаточных изменений при этом не замечается.

Менее совершенна эластичность скелета у таких s. contracta cephalacantha, которые обладают очень длинными и тонкими отростками. В одних случаях отростки все-таки в конце концов втягиваются и спермий принимает форму шара; но при обратном переходе в морскую воду (или изосмотический раствор) форма восстанавливается несовершенно, более или менее уродливо:



твердый скелет, очевидно, попорчен (Maja verrucosa[1], Herbstia condyliata).

В других случаях довести спермии до шарообразной формы уменьшением внешнего осмотического давления совсем не удается: клетки ранее этого лопаются. На рис. 26 изображено изменение формы спермия Ilia nucleus, у которого к маленькому телу прикреплены три очень длинных отростка.

В 1% $KNO_3$ форма спермия еще очень далеко отстоит от шарообразной, и даже дальнейшее разбавление раствора вы-

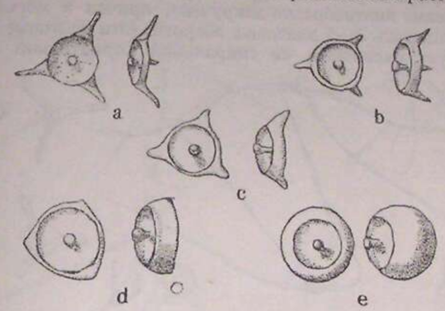



Рис. 25. Спермий Dromia vulgaris в растворах $KNO_3$ различной крепости. a—5%; b—3%; c—2%; d—1,5%; e—1,25%.

зывает не втягивание, а лишь весьма характерное изменение отростков: на конце каждого из них образуется булавовидное вздутие, и весь спермий принимает вид капли, на которой насажены три других маленьких капли (рис. 26 d). Очевидно, что скелет не позволяет здесь жидкой протоплазме свернуться в одну большую каплю и она разбивается на четыре. Эластичность и в этом случае, однако, довольно совершенна: спермии, побывавшие в 0,5% $KNO_3$ (рис. 26 *d*), по перенесении в морскую воду

[1] Пользуюсь случаем указать на ошибку, в которую впал Лаббе (A. Labbé, 1903), исследовавший спермии Decapoda, не обращая внимания на зависимость их формы от осмотического давления. Лаббе описывает у Maja две формы спермиев—эвпиренные и апиренные, т. е. спермии с ядром и спермии, лишенные ядра. Присматриваясь к рисункам, изображающим последние, мы убеждаемся, что «апиренные» спермии Лаббе лишены вовсе не ядра (головки), а отростков, которые втянуты. Дело в том, что вместо того, чтобы исследовать строение живых спермиев в жидкостях по возможности «физиологических», Лаббе употреблял чрезвычайно грубый метод: рассматривал их в дестиллированной воде, подкисленной уксусной кислотой, не предусмотрев даже возможности изменений от такого резкого понижения осмотического давления.

(или 5% $KNO_3$) снова выпускают отростки, но уже не до прежней величины, и анормальные, перекрученные.

У s. isthmacantha (я исследовал в этом отношении только s. erecta Galatheidae и Paguridae) эластичность твердого скелета вообще несовершенна, и они не выносят сильного тургора при значительном понижении осмотического давления в наружной среде. Это относится как к головке, так в особенности к шейным отросткам.

У Eupagurus prideauxii (рис. 27) сильно вытянутая головка обыкновенно винтообразно закручена, причем в морской воде можно заметить 3—5 винтовых оборотов (эти винтовые обороты не следует смешивать со спиральной формативной нитью);

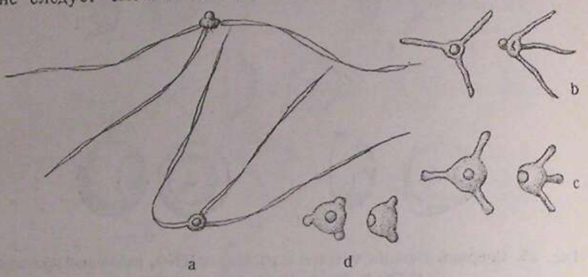



Рис. 26. Спермий Ilia nucleus в растворах $KNO_3$ различной крепости. a—5%; b—1,5%; c—1%; d—0,5%.

эта спираль в заднем отделе головки намечена на рис. 27 *a*. Три длинных шейных отростка также спирально закручены.

При перенесении в 3% $KNO_3$ (рис. 27 *b*) обнаруживается сокращение и разбухание головки при уменьшении числа винтовых оборотов. В 2% $KNO_3$ (рис. 27 *c*) остается не более 2 оборотов, затем они и совсем исчезают, и головка принимает форму толстого короткого цилиндра (рис. 27 *d*) (соответствует 1,25% $KNO_3$). Измененная таким образом головка еще может вытягиваться при перенесении в более крепкие растворы, но винтообразных оборотов уже не образует и вообще сохраняет ненормальный вид. Правильного дальнейшего сокращения головки не наблюдается, но при разведении раствора головка сразу раздувается в шарообразный пузырь (рис. 27 *c*) и тогда никакое изменение концентрации уже не заставит ее вытягиваться: очевидно, твердый скелет при этом вздувании совершенно портится, разрушается.

Что касается отростков, то на начальных стадиях они лишь слегка сокращаются и выпрямляются. На рис. 27 *c* мы замечаем



то же самое характерное вздувание дистального конца их, как у Ilia nucleus: очевидно, здесь образуется и вздувается капелька жидкой протоплазмы. Весьма часто весь отросток покрывается целым рядом таких вздутий; получается такая картина, как будто мы навощенную нитку смочили водой, причем она покрылась рядом нанизанных, как жемчуг, капелек. И я думаю, что это не только фигуральное сравнение, но оно выражает сущность явления. Как мы увидим в следующем параграфе, в ос-

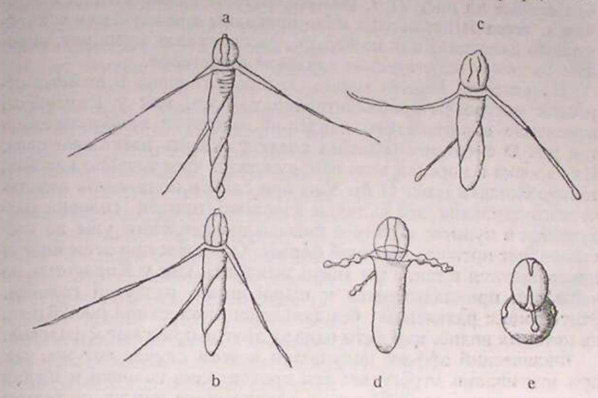



Рис. 27. Спермий Eupagurus prideauxii в растворах $KNO_3$ различной крепости.
a—5%; b—3%; c—2%; d—1,25%; e—1%.

нове каждого шейного отростка лежит твердая нить (или пучок нитей), одетая жидкой протоплазмой. Так как последняя при увеличении внутреннего тургора не может благодаря твердой нити слиться в одну большую каплю с протоплазмой тела спермия, то она распадается на ряд маленьких капель, висящих на скелетной нити. Этим также достигается уменьшение поверхности, вызвать которое стремится повысившийся тургор клетки.

Еще чаще, однако, чем такое нанизывание жидких капелек на скелетную нить отростка, мы замечаем прилипание к головке сокращенной нити, иногда с раздутым концом, как это видно на рис. 27 *e*. Форма нитей изменившихся, как на рис. 27 *d*, уже не восстанавливается при перенесении спермия в морскую воду.

Что касается капсулы, то, как мы знаем, она одета хитиновой твердой оболочкой; она раздувается при понижении осмотического давления, но в умеренных размерах. Очень часто про-

исходит при этом выкидывание капсулы, но этот процесс будет описан подробно в 3-й главе.

Хотя на рис. 27 отдельные фигуры у меня помечены как относящиеся к определенным растворам $KNO_3$, эта определенность только относительная. Твердый скелет у этих спермиев, очевидно, слишком нежен, слишком подвержен индивидуальным колебаниям. Уже в 3% $KNO_3$ многие спермии не выдерживают усиленного давления и превращаются в формы, изображенные на рис. 27 *e*. Вообще спермии Eupagurus, да и прочие s. erеca isthmacantha мало пригодны для изучения осмотического давления, и я не берусь, рассматривая препарат, определить точно осмотическое давление в растворе.

На спермии *Munida rugosa*, которых головка и шейные отростки построены приблизительно так же, как у Eupagurus, изменение осмотического давления действует приблизительно так же. О спермиях Galathea следует сказать несколько слов. Их головка в морской воде обнаруживает чрезвычайно нежные, тонкие складки (рис. 11 *h*). Уже при слабом понижении осмотического давления эти складки исчезают, причем головка раздувается в пузырь; обратное повышение давления уже не восстановляет прежней сложной формы. Отростки при этом иногда превращаются в такие же «нити жемчуга», как у Eupagurus, но чаще они прикладываются к шарообразно раздутой головке. Этот процесс разъясняют без дальнейших описаний рис. 28 *a—c*, на которых видно, как нити одна за другой пристают к головке.

Физический эффект получается в этом случае тот же, как при втягивании отростков: вся протоплазма головки и шейки превращается в одну большую сферическую каплю, и только хитиновая капсула, сравнительно мало измененная, высовывается из этой капли наружу.

Впрочем, и хитиновая капсула может втянуться вместе с головкой в одну общую каплю, как мы замечаем на рис. 28 *d*, *e*. Это оказывается возможным только благодаря образованию больших вакуолей под сильно вздувающейся наружной полупроницаемой протоплазматической оболочкой, которая, как выясняется с особенной ясностью именно из этих экспериментов, покрывает непрерывным слоем и головку, и шейку, и хвостовую капсулу. Если спермии, изображенные на рис. 28 *d*, *e*, перенести в морскую воду, то вакуоля исчезает, протоплазматическая оболочка снова пристает к капсуле, головке и шейке, но отростки уже не вытягиваются, и головка не принимает прежней формы.

* * *

До сих пор мы принимали в наших экспериментах, что протоплазма спермиев строго подходит под тип «полупроницаемой» оболочки, т. е., не представляя препятствия проходу воды, совершенно не пропускает из клетки в клетку растворенных в воде веществ. Только благодаря этой полупроницаемости протоплазмы и возможно возникновение тургора в клетке. Что было бы в том случае, если бы протоплазма была проницаема для растворенных в ней, в ее вакуолях веществ? При уменьшении осмотического давления снаружи равновесие устанавливалось бы не вследствие растяжения скелета и проникновения воды внутрь клетки, но путем выхода из клетки лишних молекул и ионов. Клетка вела бы себя, как продырявленный пузырь, который нельзя надуть. Что было бы, если бы протоплазма оказалась проницаемой только для веществ, растворенных в окружающей среде? В этом случае произошло бы обратное: молекулы и ионы из наружной среды стали бы проникать постепенно внутрь клетки, уравновешивая давление извне. Мало-помалу все осмотическое давление, вызываемое растворенными в протоплазме веществами, для которых оболочка непроницаема, оказалось бы чистым избытком внутреннего давления над внешним, т. е. тургором *T*. Этот второй случай действительно нередко осуществляется и вызывает постепенное раздувание спермия в таких растворах, которые, будучи изосмотичны с морской водой, первоначально не вызывают изменения формы спермия. Мы видим таким образом, что для того чтобы убедиться, проницаема ли протоплазма для данного вещества, нужно оставить спермии в растворе этого вещества, изосмотичном с морской водой: если по истечении некоторого времени не произойдет никакого изменения формы спермия, то это значит, что данное вещество задерживается протоплазмой; если же спермий начнет разбухать, то, значит, протоплазма для исследуемого вещества проницаема.

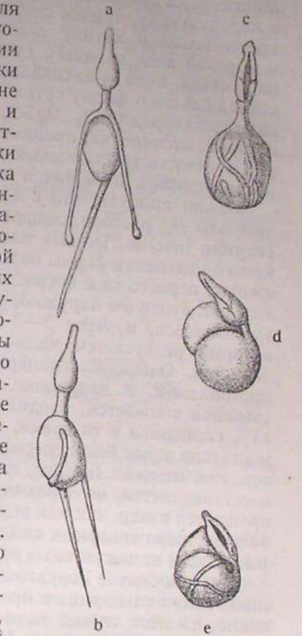



Рис. 28. Спермий Galathea sqamifera в гипотонических растворах.

b—c—прилипание отростков; d—e—вздутие боковых вакуолей, обнаруживающее наличие поверхностной перепонки.

Я не буду излагать подробно своих экспериментов в этом направлении. Отмечу, что вещества, растворенные в морской воде (в их совокупности), сквозь оболочку спермия не проходят. Многие раки выбрасывают свои спермии в сперматофорах прямо в морскую воду, причем сперматофоры неделями остаются прикрепленными к хитину самки; я оставлял спермии Decapoda в морской воде на много суток и никакого изменения формы не замечал, пока не начиналось гниение. Точно так же спермии сохраняли свою форму сутки и более в изосмотичных с морской водой растворах $CaCl_2$, $MgSO_4$, отчасти $KNO_3$ и пр. Из веществ, которые, несомненно, проникают внутрь спермия, укажу глицерин и отчасти тростниковый сахар; опыты с глицерином особенно характерны, и на них я остановлюсь.

Можно принять, что с морской водой изосмотичен приблизительно 7% раствор глицерина. Если положить в этот раствор спермии Inachus, Dromia или Galathea, то в первое время никакого изменения формы не замечается. Но оно обнаруживается к концу первого часа: спермии изменяют свою форму таким образом, как будто бы наружное осмотическое давление постепенно уменьшалось, и через 2—3 часа они превращаются в шар, который раздувается мало-помалу далее и в конце концов лопается. Очевидно, глицерин постепенно проникает внутрь протоплазмы, и наружное осмотическое давление также постепенно снижается, сходит на-нет. Прибавим более крепкого 14% глицерина в то время, когда спермий уже превратился в шар: если у нас были спермии с совершенно эластичным скелетом, как спермии Inachus, то их нормальная форма немедленно восстановляется, но через некоторое время спермий снова превращается в шар, так как внутри спермия оказывается такой же 14% раствор глицерина, как снаружи, плюс растворенные в протоплазме и не могущие из нее выйти вещества.

Так как снятие наружного осмотического давления при проникновении глицерина в протоплазму происходит весьма постепенно, то этот способ является наилучшим для превращения спермиев Decapoda в шар. Некоторые из моих рисунков превращенных в шар спермиев сняты со спермиев, которые получены именно таким способом.

Так как проникновение глицерина в клетку есть явление, широко распространенное для всех протоплазматических оболочек, то я думаю, очень многие клетки можно таким путем довести до шарообразной формы.

Я остановлюсь также на опытах с тростниковым сахаром. После суточного пребывания спермиев Inachus в 26% растворе этого вещества (изосмотичном с морской водой) значительная часть спермиев сохраняет свою форму неизменной. Но в некоторых спермиях (около 1/4 всего количества) внутри шейки между ядром и капсулой возникает вакуоля, которая иногда разрастается чрезвычайно сильно и выталкивает, сворачивает на бок капсулу (рис. 29 *a—e*). Головные отростки остаются при этом вытянутыми. Перенося в крепкий осмотический раствор другого вещества (10% NaCl), мы замечаем исчезновение вакуолей и вообще возвращение к нормальной форме, если только эта форма не слишком пострадала. Наиболее естественным объяснением этого странного явления мне представляется следующее.



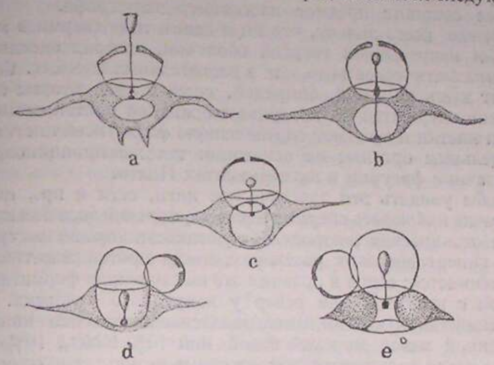



Рис. 29. Спермий Inachus scorpio после суточного пребывания в 26% растворе тростникового сахара: возникновение в области шейки вакуоли, выталкивающей в d и e капсулу в сторону.

Внутри спермия находятся не одна, а несколько осмотических систем, обособленных друг от друга различными полупроницаемыми оболочками. Для глицерина все эти оболочки оказываются проницаемыми, но по отношению к тростниковому сахару обнаруживается различие: протоплазма шейки для него проницаема, а кариоплазма головки непроницаема; потому-то в шейке наливается вакуоля, между тем как головка совсем не разбухает и ее отростки остаются вытянутыми.

За последнее время к вопросу о проницаемости протоплазмы привлекается все больший интерес, в особенности после исследований Леба (Loeb, 1903), показавшего, что присутствие ионов одного рода мешает ионам другого рода проникать в клетку. Я предлагаю спермии Decapoda как особенно удобный объект для исследований в этом направлении, так как здесь проникновение вещества в протоплазму сейчас же сказывается в легко наблюдаемом изменении формы клетки.

## 3. Твердый скелет спермиев Decapoda

В предыдущем параграфе при помощи физических экспериментов мы убедились в существовании твердого скелета в спермиях Decapoda. Этот факт остался бы несомненным даже в том случае, если бы нам не удалось открыть при непосредственном наблюдении никаких признаков твердого скелета: в прошлом параграфе мы почти совершенно умалчивали об его строении, которое составит предмет настоящего параграфа.

Прежде всего замечу, что ни в одном типе спермиев мы не находим непрерывной твердой оболочки, которая одевала бы протоплазматическое тело, как в растительных клетках. Скелет состоит здесь из нитей, спиралей, сетей и пр., которые силой сцепления держатся на поверхности жидкой протоплазмы или внутри клетки и придают определенную форму всей клетке или ее отдельным органам на основании тех же принципов, как проволочные фигурки в экспериментах Плато.

Чтобы увидать эти эластические нити, сети и пр., иногда достаточно наблюдать спермии в серуме, морской воде или какомлибо изотоническом растворе. В особенности хорошо выступают они в гипертонических растворах, когда протоплазматическое тело сжимается; выше я сравнил это выпячивание формативных волокон с выступлением ребер у исхудалого человека. Для получения таких картин я пользовался обыкновенно концентрированной вдвое морской водой или 10% $KNO_3$, 10% $NaCl$ и т. п.; часто получаются превосходные результаты, если морская вода постепенно концентрируется под покровным стеклышком при медленном высыхании.

Интересные результаты дает также мацерация спермиев. Для этой цели я подвергал спермии химическому действию различных веществ, которые брал в изосмотичных с морской водой растворах. Подвергать действию этих растворов куски семенника или семяприемника и потом расщипывать нельзя, так как мацерированные спермии очень нежны и быстро разрушаются. Поэтому я расщипывал свежие куски семенника или семяприемника в капле раствора на предметном стекле и ставил на сутки или на двое суток во влажную камеру.

Для мацерации я брал различные вещества: морскую воду, слегка подкисленную или со следами $KOH$ и $NH_4OH$; 2,8% $NaCl$, 4,25% $NaNO_3$, 5% $KNO_3$, 18,5% $MgSO_4$, 9,2% $K_3C_6H_5O_7$, 7% $K_2C_2O_4$, 5% $(NH_4)_2SO_4$, 26% тростниковый сахар; морскую воду со следами хлоралгидрата, хлороформа и некоторых наркотиков и т. д.

Многие из этих растворов не дали никаких результатов: в щавелевокислом калии, в сернокислом магнии, хлористом кальции и пр., так же как в морской воде, спермии подолгу оказывались неизмененными—пока не загнивали. Лимонная и щавелевая кислоты фиксируют спермии в измененной форме. Глицерин, тростниковый сахар, сернокислый аммоний, проникая сквозь полупроницаемую оболочку, вызывают обыкновенно раздувание и разрушение спермия.



Для того чтобы произошла действительная мацерация, нужно, чтобы вещество весьма постепенно проникло внутрь протоплазмы и разрушило ее или уничтожило ее сцепляемость со скелетом раньше, чем последний слишком сильно деформируется и сам подвергнется химическому действию раствора. Самые ценные результаты в этом отношении дала мне, в особенности для спермиев Galathea и Munida, мацерация в 9,2% кислом лимоннокислом калии, но и в других перечисленных мною жидкостях получались иногда интересные картины.

При консервировке скелет подвергается по большей части слишком большому разрушению, и потому изучение консервированного и окрашенного материала не дает никаких результатов.

Только на препаратах, фиксированных на покровных стеклах парами осмиевой кислоты и окрашенных золотом—муравьиной кислотой, можно иногда получить интересные картины.

* * *

Мы начнем с описания твердого скелета спермия Eupagurus prideauxii, а затем сделаем общий очерк строения скелета головки, шейки с ее отростками и капсулы с центральными тельцами у других форм.

Головка спермия Eupagurus представляет собой длинную трехгранную призму, слегка скрученную винтообразно по длинной оси (рис. 30). Вдоль граней призмы идут три продольных волокна, которые я буду называть меридиональными обручами. Между этими волокнами натянута спиральная нить, обороты которой лежат в поперечных плоскостях.

Рис. 30 изображает схему скелета спермия, которая, однако, близко совпадает с тем, что мне удалось видеть на золоченном препарате. Чаще, однако, удается видеть или только меридиональные обручи, или только спираль. Меридиональные обручи помещаются в тех же плоскостях, в которых лежат места прикрепления шейных отростков; не всегда можно убедиться, что их действительно три, а не более. Точно так же иногда возникает сомнение, не несколько ли спиральных нитей чередуются своими оборотами.

Мы можем приготовить из проволоки модель описанного скелета; и мы убедимся, что, несмотря на существование щелей между оборотами проволоки, эту модель можно наполнить жидкостью, напр. маслом. Можно подобрать такую проволоку

и такую жидкость, что окажется возможным, вливая больше жидкости, растягивать скелет, как он растягивается в спермии Eupagurus при увеличении тургора (рис. 27 *a—d*). Теоретически возможно подобрать настолько растяжимые нити, что при достаточном количестве жидкости призма обратится в шар, который при отсасывании жидкости снова возвратится к прежней форме. У Eupagurus, однако, скелет не настолько растяжим; когда внутреннее давление чрезмерно повышается, то нити так или иначе разрушаются, и превратившаяся в шар головка уже не возвращается к прежней форме по перенесении в морскую воду (рис. 27 *e*).

Рис. 30. Полусхематическое изображение спермия Eupagurus prideauxii.

Cd—хвостовая капсула; Cl—шейка; Cp—головка; c. p. II—задний отдел дистального центрального тельца; *—следы мацерации.

Скелет шейки состоит из твердого треугольника, от углов которого отходят в отростки три длинных нити. Когда при уменьшении внешнего осмотического давления жидкая протоплазма отростков распадается на капли, то ясно видно, что нить занимает не всю толщину отростка.

При мацерации в NaCl я получил однажды ясное расщепление отростков на 2—3 и более нитей (рис. 30*); это доказывает, что формативные твердые нити отростков составляются каждая из некоторого количества волокон.

Уже в предыдущей главе мы познакомились со сложной структурой центральных телец у Paguridae. Это, несомненно, твердые образования. Или, может быть, было бы правильнее выразиться, что центральные тельца состоят здесь из твердых формативных образований и содержащейся в них жидкости, которая, повидимому, отлична от жидкой протоплазмы клеточного тела. Спираль дистального центрального тельца видна и на живых объектах как при обычном сокращенном состоянии, так и в особенности ясно при выбрасывании. Еще яснее видна эта спираль на препаратах, окрашенных гематоксилином (рис. 14 *i*).



* * *

Познакомившись в общих чертах со строением скелета спермия Eupagurus, рассмотрим теперь, как изменяется скелет в различных отделах спермия у других форм. Начнем с головки.

Такую же вытянутую головку, как у Eupagurus, мы находим у большинства других Paguridae и у Munida rugosa. В этих случаях мы также по большей части замечаем трехгранную форму головки и те же два составных элемента скелета: меридиональные обручи и спираль. Обороты спирали иногда лежат не в поперечных плоскостях, но изменяют свое направление, переходя от грани к грани. Трудно уловить, например, строение скелета в зрелом спермии Munida rugosa (рис. 31 *c*). В плоскости между двумя гранями направление волокон почти продольное, а у самых граней—почти поперечное. Такое же продольное направление волокон мы видим в головке молодого спермия (рис. 31 *b*). Но переходя к еще более ранней стадии (рис. 31 *a*), мы убеждаемся, что в основе скелета головки и здесь лежит одна спиральная нить, обороты которой первоначально лежат в поперечных плоскостях.

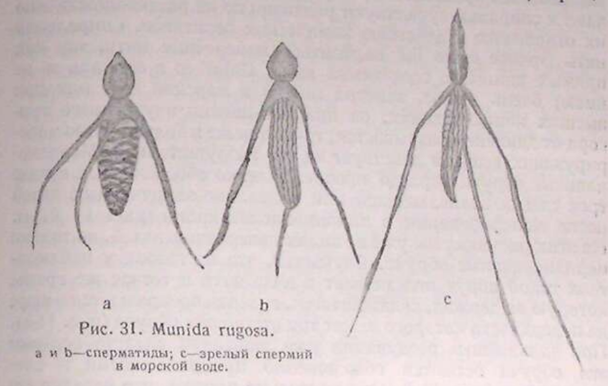



Рис. 31. Munida rugosa.

a и b—сперматиды; c—зрелый спермий в морской воде.

Существование в головке трех меридиональных обручей обнаруживается иногда расщеплением на три отростка переднего конца головки. В еще более анормальных случаях, в особенности при понижении внутреннего тургора (в концентрированной морской воде и т. п.), весь скелет иногда разрывается, отдельные волокна расходятся в виде отростков в разные стороны;

только некоторые из этих волокон представляют собой, повидимому, меридиональные обручи, остальные—обрывки спирали.

Различие между меридиональными обручами и спиралью особенно ясно обнаруживается в строении спермия Galathea. Головка этого спермия имеет весьма сложно закрученную форму с режущими краями и складками. Рис. 11 *h* (стр. 71) лишь весьма несовершенно передает сложные и нежные изгибы этой головки. Уже при нормальных условиях в серуме или в морской воде ясно заметна поперечная штриховатость, являющаяся выражением спиральной нити. Но о существовании меридиональных обручей мы можем подозревать только на основании присутствия выдающихся продольных ребер. Между меридиональными обручами и спиралью существуют различия по их растяжимости и по их отношению к действию химических реактивов. Спиральная нить (точнее было бы выразиться поперечные нити, так как прямых данных о соединении их у Galathea в спираль я не имею) очень нежна, заметна только в морской воде или при высших концентрациях, но при повышении внутреннего тургора от давления разрывается; точно так же и большинство мацерирующих веществ действует на нее разрушительно. Меридиональные обручи гораздо прочнее и легко обособляются в виде трех слегка извивающихся или спирально закрученных нитей после мацерирования в лимоннокислом калии (рис. 11 *k*, *l*). На этих рисунках мы уже не видим поперечных нитей, но только меридиональные обручи. Случается, что на глазах у наблюдателя такой обруч отскакивает в виде нити и тотчас же грань, которую он держал, сглаживается, головка превращается в шар, на поверхности которого лежат три отставших обруча (рис. 11 *k*). При дальнейшем раздувании уже лишенной скелета головки эти обручи остаются обыкновенно прикрепленными к скелету шейки (рис. 11 *l*). Они настолько прочны, что нередко сохраняются даже при полном разрушении головки и шейных отростков.

Весьма поучительно строение головки у некоторых s. cephalacantha. У Dromia vulgaris этот скелет, заметный уже в морской воде, весьма ясно выступает при ее концентрировании. На рис. 19 *e*, *e'* (стр. 83) мы видим, что каждый из головных отростков (которых бывает три или реже два, даже один) одет спиральной нитью с широкими проксимальными и узкими дистальными оборотами. Нам понятно, что при увеличении внутреннего тургора, стремящегося к возможно большему уменьшению поверхности, к превращению клетки в шар, проксимальные обороты должны растягиваться, а дистальные сокращаться, и таким образом вся спираль может сложиться и уместиться на поверхности шара. Это и происходит действительно в 1,25% $KNO_3$. Благодаря растяжимости и весьма совершенной эластичности скелетных нитей



сложенные таким образом спирали снова развертываются при уменьшении тургора.

Теоретически легко построить модель спермия Dromia, подвесив к жидкой капле три спирали, внутрь которых проникает жидкость; увеличивая и уменьшая величину капли, например, подвесив ее к пипетке, можно на этой модели получить те же изменения внешней формы в зависимости от давления, как в спермиях Dromia vulgaris (рис. 25, стр. 119).

Такой же скелет головных отростков мы видим у Homola cuvieri и Herbstia condyliata. У спермия Inachus scorpio ни в морской воде, ни в более концентрированных растворах я не мог открыть скелетных спиралей. Но эти спирали иногда отскакивают при мацерации. На рис. 23 *h* (стр. 111) изображен спермий, полежавший 3 часа в 7% глицерине. Глицерин проник внутрь клетки, благодаря чему *T*—избыток внутреннего давления над внешним—повысился, и спермий раздулся в шар. Спирали отростков в двух местах отскочили; там же, где они остались, мы видим углубления: сложенные спирали в этих пунктах препятствуют раздуванию спермия.

Описанное строение скелета головных отростков стоит, повидимому, в связи с растяжимостью их и с совершенством эластичности. В тех спермиях, эластичность отростков которых менее совершенна, скелет отростков построен иначе. В основе каждого отростка лежат 1, 2 или несколько скелетных нитей, которые иногда перекручиваются между собой, но правильных спиралей не образуют (Maja verrucosa, рис. 18 *f*, стр. 83). Внешняя форма спермия остается такой же и при этом устройстве, но форма может при этом изменяться в менее широких пределах и после превращения в шар не восстановляется.

* * *

Шейка в собственном смысле (без отростков) у большинства исследованных мною форм достигает незначительных размеров и кроме описанного для Eupagurus треугольника, связывающего основания отростков, иных скелетных образований открыть в ней не удается. Указанный треугольник ясно виден у Homarus, где мы замечаем его на окрашенных препаратах (рис. 16 *d*). У Scyllarus в шейку продолжаются основания отростков, скелетные нити которых связуются между собой кольцом (рис. 20 *a*—*g*, стр. 84).

Всего более значительных размеров достигает шейка у Galathea, где имеет форму вытянутой колонки. Такая форма ее обусловливается, с одной стороны, спиральной нитью, которую мне удалось обнаружить на одном препарате, мацерированном в тростниковом сахаре, а с другой стороны, повидимому,

хитиновым цилиндром. Впрочем, присутствие последнего для меня неясно.

В основе каждого шейного отростка лежит твердое волокно, которое обладает стремлением скручиваться в спираль. С одной стороны, это скручивание принадлежит нормальному состоянию, так как обнаруживается у каждого спермия Paguridae, Galathea, Munida и пр. уже в морской воде. При увеличении внутреннего тургора спираль закручивается несколько более, и отросток сокращается; это—уже вынужденное состояние, которое по миновании действующей силы возвращается к нормальному. С другой стороны, скручивание возникает от химического действия мацерирующих растворов; например на рис. 11 *l* (стр. 71) мы видим отростки Galathea, превратившиеся в спирали от действия лимоннокислого калия. Напомню, что и так наз. «эластические» волокна соединительной ткани от действия многих реактивов превращаются в спирали.

Форма капсулы весьма разнообразна и везде обусловливается главным образом хитиновым скелетом, но в подмогу хитиновой оболочке развиты иногда и нити. У Galathea они обнаруживаются при мацерировании в лимоннокислом калии (рис. 11 *m*). Их три, согласно числу шейных отростков и меридиональных обручей.

Нас не должно удивлять существование нитей наряду со сплошной оболочкой. Вспомним, что в сосудистых трубках у растений часто развиваются спиральные нити или спиральные утолщения оболочки, которые содействуют прочности сосуда.

Центральные тельца, которые я считаю твердыми образованиями, имеют также разнообразную форму, как это мы уже видели при изучении окрашенных препаратов. Живые объекты мало дополняют наши сведения. Обращаю внимание на характерные кольцевые перехваты в дистальном центральном тельце у Paguristes maculatus и на поперечную (спиральную?) штриховку выкинутого центрального тельца у Galathea.

* * *

В предыдущем изложении, а равно и в своем предварительном сообщении я называл формативные нити и сети, из которых слагается скелет клетки, эластическими. Этот термин следует понимать в физическом смысле: им обозначается главное свойство твердого тела сопротивляться изменению формы. Физики уже давно отметили неправильность обычного употребления термина «эластичный» в смысле «растяжимый»[1]. К сожалению именно в этом отвергнутом физиками смысле термин «эластический» введен в гистологию: все соединительнотканные волокна

[1] A u e r b a c h, «Elasticität» in Winkelmann's Handbuch der Physik.



тверды, эластичны, а те, которые гистологи обозначают этим именем, только более растяжимы; как показал Триппель[1], их эластичность и менее высока, и менее совершенна. Триппель решительно восстает против обозначения этих растяжимых соединительнотканных волокон термином «эластические» и предлагает вернуться к старому названию: «желтая соединительная ткань». Вряд ли это название привьется среди гистологов, которые слишком привыкли к неправильному обозначению. Поэтому я предложил бы лишь слегка изменить этот термин и назвать растяжимые волокна желтой соединительной ткани «эластинными», обозначая этим их состав из определенного химического вещества «эластина»; не важно, что этот последний термин берет свое начало от прежнего неправильного термина «эластические волокна».

Я остановился на этой терминологии с той целью, чтобы устранить подозрение, что гомологизирую формативные скелетные волокна с эластинными. Для последнего я не имею никаких оснований. Характерным для эластинных волокон является не их эластичность, ни даже растяжимость, а их состав из эластина. А о химическом строении формативных волокон в спермиях Decapoda я никаких определенных данных привести не могу. Ввиду трудности их фиксировать я не мог применить к ним специальной эластинной окраски. Может быть, другие будут счастливее.

Есть один признак, которым формативные волокна спермиев сближаются с эластинными: их стремление извиваться, превращаться в спирали, в особенности при действии химических реагентов. Может быть, этот признак стоит в связи с тем обстоятельством, что как те, так и другие состоят, повидимому, из волоконец. И если мы предположим, что волоконца эти различаются друг от друга по своей растяжимости, то этим дано будет объяснение склонности волокон к скручиванию по спирали.

### 4. Развитие формы при спермиогистогенезе

Мы снова возвращаемся к спермиогистогенезу, но в настоящем параграфе будем рассматривать его с совершенно иной точки зрения, чем в предыдущей главе. Нас интересует здесь вопрос, как возникает форма спермия, как образуется твердый скелет. Главный метод исследования—изучение живых сперматид на разных стадиях развития в морской воде или в серуме. При этом некоторые моменты развития удалось проследить непосредственно. Семенники легко расщипываются, причем значительное количество клеток освобождается.

[1] T r i p p e l, Physikalische Anatomie, 1902.

На ранней стадии развития молодая сперматида представляется шарообразной каплей, внутри которой взвешена другая капля—ядро (см. Eupagurus, рис. 17 *a*, стр. 81). Ничто не указывает на то, что здесь имеются какие-либо твердые образования. Все структуры имеют вид шарообразных капель; кроме формы всей клетки и ядра бросаются в глаза шарообразные капсулярные зерна, митохондрии и ядерные вакуоли.

На рис. 17 *b—d* мы видим некоторое изменение. Ядро смещается к одному полюсу, так как его оттесняют постепенно сливающиеся между собой и образующие одну большую каплю капсулярные зерна или, точнее, вакуоли. Уклонения от шарообразной формы, которые мы здесь замечаем, еще не заставляют нас искать здесь твердых образований. Ядерные вакуоли, находясь на поверхности, сплющиваются, как капли масла на поверхности воды. Ядерная капля и капсулярная капля, помещаясь в общей клеточной капле, сдавливая друг друга, вызывают, с другой стороны, удлинение оси сначала шарообразной клетки (рис. 17 *e*). У Galathea на той же стадии ядерная и капсулярная капли выпирают друг друга (рис. 11 *a*, *b*, стр. 71).

На рис. 17*f* мы уже обнаруживаем появление твердых образований—именно центральных телец. Передний отдел дистального центрального тельца образует границу, в которой сходятся, сцепляются друг с другом шейка и хвостовой пузырь. Задний отдел дистального центрального тельца вытягивается в цилиндр. Помещающийся на самом заднем конце спермия шарик, который представляет зачаток внутренней хитиновой трубки, ведет себя совершенно так, как если бы это была жидкая капля, не смачивающаяся и не смешивающаяся с капсулярной каплей. Все отделы расположены строго симметрично по оси, как это и следует ожидать от системы жидких капель.

На следующих стадиях наибольшее внимание останавливает на себе развитие скелета головки. Митохондрии, которые мы видим на рис. 17 *e—f*, представляют собой, несомненно, жидкие капли, или, точнее, они состоят из жидкого коллоида, из «сола» по номенклатуре Грэйма. Я позволю себе называть их каплями митосола (сокращая слишком длинный термин «митохондросол»). Что это действительно капля жидкости, сола, в этом нас убеждает не только их шарообразная форма, но также то обстоятельство, что если они сближаются и сливаются между собой (а это иногда происходит на глазах наблюдателя), то образуют после соединения такие же шарообразные капли: большие митохондрии (рис. 17*f*) образовались частью путем разрастания, частью путем слития мелких митохондриев (рис. 17 *e*).

Но вот начинается мало-помалу превращение митосола в митожел. В каком именно виде выпадает твердая фаза (скелет) коллоида, микроскопически проследить не удается. Но митохондрии приобретают «промежуточные свойства» между жидким и твердым аггрегатным состоянием (см. выше, стр. 106), причем сначала преобладают признаки жидкости, и лишь мало-помалу берут перевес признаки твердого тела. На рис. 17*g* мы видим, что митохондрии сливаются между собой по 2 или по 3, но вместо того, чтобы попрежнему образовывать путем слития шарообразные капли, они слагаются в короткие палочки, по числу вздутий на которых легко обнаружить число вошедших в их состав митохондриев. Жидкие свойства митожела обнаруживаются здесь в способности сливаться; твердые свойства—в существовании определенной не шарообразной формы. На рис. 17 *h* мы видим продолжение процесса слития митохондриев в сложную сеть, но твердые свойства митожела еще слишком слабы, чтобы повлиять на форму головки, остающейся шарообразной. Такое влияние сказывается на следующей стадии (рис. 17 *i*), когда по границе между головкой и шейкой три нити вытягиваются наружу и тянут с собой жидкую протоплазму шейки, изменяя в то же время конфигурацию ядра. На самой головке нити укладываются правильными рядами: между отростками нити тянутся горизонтально, но на меридиане отростков загибают назад в продольном направлении; кое-где между нитями замечаются перемычки (рис. 17 *k*). Все более усиливаются твердые свойства митожела (т. е. все более выпадает твердой фазы) и мало-помалу при дальнейшем изменении скелета головка начинает вытягиваться. Но жидкие свойства митожела еще далеко не исчезли; это доказывается прежде всего самым процессом роста изменяющих свою форму митохондральных нитей, а также тем, что они некоторое время очень чувствительны ко всякому давлению, т. е. эластичность их очень несовершенна. При наблюдении сперматид Eupagurus в морской воде или в серуме под покровным стеклышком почти никогда не удается наблюдать неповрежденными промежуточные стадии между рис. 17 *k* и 17 *n*, т. е. те стадии, когда скелетные нити, продолжая расти, т. е. сохраняя еще жидкие свойства митожела, уже стягивают жидкое содержимое головки. Малейшее изменение внутреннего тургора от осмотического давления или от надавливания— и головка стремится принять шарообразную форму, а митохондральные нити разрываются и распадаются на капли (рис. 17 *l—m*).

У других спермиев твердые свойства в митожеле скелетных нитей ранее берут перевес и наблюдать промежуточные стадии гораздо легче; в особенности удобным объектом для этого является Munida rugosa (рис. 31 *a—c*, стр. 129); см. также Galathea (рис. 11 *g*) и Pagurus striatus (рис. 14 *g*, табл. рядом со стр. 74).

Когда рост скелетных нитей прекращается, они уже не обнаруживают более никаких признаков жидкого аггрегатного

состояния, почему мы и называли их до сих пор твердыми. Возможно, однако, допустить, что и у зрелых спермиев вполне сформированные скелетные нити состоят не из твердого вещества, а из митожела с преобладающими твердыми признаками; может быть, эти нити имеют какую-либо недоступную наблюдению, например пенистую структуру.

* * *

Интересно также проследить развитие внутренней хитиновой трубочки в хвостовой капсуле, стоящее в связи с развитием дистального центрального тельца. Цилиндрик, представляющий заднюю часть последнего, постепенно вытягивается назад по оси спермия по направлению к находящейся на дистальном конце капельке. Последняя, несомненно, остается жидкой, до того момента, когда центральное тельце вплотную подойдет к ней. Этот момент мне удавалось наблюдать; лишь только центральное тельце дотронется до капельки, последняя тотчас же растекается по его поверхности, образуя вокруг него трубочку, сначала жидкую, а потом затвердевающую (хитиновую; ср. рис. 17 *i*, *k*, стр. 81).

На окрашенных препаратах мы можем наблюдать процессы, происходящие при вырастании громадных центральных телец у Pagurus striatus. На рис. 13 *e*, *f* мы видим постепенное разрастание дистального центрального тельца, которое наливается как капля жидкости. Возможно, однако, что уже на этой стадии центральное тельце состоит не из ц е н т р о с о л а, а из ц е н т р о ж е л а с преобладанием в начале процесса жидкой фазы. На более поздних стадиях удается до некоторой степени проследить внутреннюю структуру центрожела. Вопреки обычным картинам, наблюдаемым при окраске гематоксилином—железными квасцами, здесь не срединное, а корковое вещество прочнее удерживает окраску (рис. 14 *a*); отсюда, мне кажется, можно заключить, что при образовании центрожела и центросола твердеет прежде всего оболочка, а внутреннее содержимое остается жидким. В твердеющей оболочке мало-помалу возникают различные обладающие определенной формой структуры—колечки, спирали (рис. 14 *b*—*d*); последние, до тех пор пока они развиваются, меняют свою форму и состоят, очевидно, из центрожела, эластичность твердых частей которого достаточно высока, чтобы сохранить определенную форму в течение некоторого времени, но и не слишком совершенна, так как допускает изменчивость формы под влиянием тех неизвестных нам сил, которые участвуют в процессе развития. Состоит ли спиральная нить в зрелом спермии (рис. 14 *e*—*i*) из центрожела или исключительно из твердого вещества, я так же не берусь решить как относительно скелетных нитей головки. Но внутреннее содержимое



дистального центрального тельца на всех стадиях (рис. 14 *a*—*i*) остается жидким центросолом.

* * *

Мы остановимся здесь также на двух уже отмеченных выше типах развития головных отростков у spermia cephalacantha. У Dromia vulgaris (рис. 19 *a*—*h*) скелетные нити образуются из зерен совершенно так же, как у Eupagurus, митохондрии сливаются между собой по 2—3 в короткие нити, которые продолжают сливаться далее. Как у Eupagurus, три нити вытягиваются в стороны; только здесь по своему положению они захватывают не цитоплазму шейки, а нуклеоплазму ядра. Процесс свертывания скелетной нити отростков в спираль ясно виден на рис. 19 *f* (стр. 83).

У Maja verrucosa (рис. 18 *a*—*c*) не происходит слияния митохондральных зерен в нити и сети; но каждое зерно вытягивается в нить, которая выпячивается наружу в виде сначала короткого, постепенно удлиняющегося отростка. Несколько из этих отростков (3—6) вырастают длиннее других, и вокруг них группируются остальные. Мало-помалу нити каждой группы сближаются между собой, причем облекающая их жидкая нуклеоплазма сливается; образуется определенное небольшое число головных отростков, скелет которых состоит из двух или нескольких, скрученных между собой нитей.

Возможно, что и шейные отростки s. isthmacantha слагаются из целого пучка скелетных нитей, и тогда их распадение при мацерации на волоконца объясняется просто с генетической точки зрения. Мне, однако, для s. isthmacantha этого наблюдать не удавалось, и я думаю, что, как это видно на рис. 17 *i*—*k*, каждый отросток возникает вследствие выступания одной скелетной нити; в таком случае придется заключить, что скелетные нити состоят действительно из митожела, имеют определенную внутреннюю структуру и распадаются на волоконца на том же основании, на каком слюда распадается на листочки.

## 5. О консервировке формы клеток

На основании описанных выше экспериментов можно было бы заключить, что нетрудно установить рациональные основы для консервировки клеточной формы. Я задался этим вопросом и поставил несколько экспериментов, которые, однако, привели к отрицательным результатам.

Самый простой вывод из факта тесной зависимости между формой клетки и осмотическим давлением во внешней среде был бы, казалось, таков. Чтобы сохранить форму клетки, необходимо брать консервирующую жидкость в растворе, изосмотичном

физиологическому, т. е. 6,4 NaCl для лягушки, 9% NaCl для человека или изосмотичном морской воде для большинства морских форм. Такой вывод и делает голландский ученый Декюйзен[1], исходя из соображений о важности осмотического давления в жизни клетки. Так как прямых данных для осмотического давления веществ, употребляемых при консервировке, по понятным причинам не имеется, то Декюйзен пользуется данными о понижении точки плавления. На основании этих данных он вычисляет, какой процентный состав должны иметь смеси двухромовокислого калия и осмиевой кислоты, чтобы их $\Delta = 2{,}042°$, как в воде Атлантического океана, а для Неаполитанской станции, где $\Delta$ для морской воды иная, Декюйзен дает другие рецепты, полагая, что таким образом он устанавливает рациональный способ для изготовления фиксирующих жидкостей.

Независимо от Декюйзена я также сначала думал, что вычисляемое теоретически осмотическое давление консервирующей жидкости имеет большое значение, но очень скоро убедился в противном. Для большинства фиксирующих веществ характерно то, что они быстро проникают сквозь полупроницаемую оболочку клетки, и чем быстрее это проникновение, тем выше фиксирующие свойства жидкости. А если полупроницаемая протоплазматическая перепонка оказывается проницаемой для данного вещества, то вне зависимости от его концентрации в окружающем растворе наружное осмотическое давление быстро снимается. Этот процесс (снятие осмотического давления) может происходить почти моментально; прекрасный пример представляет действие на спермии Inachus этил-алкоголя, который, как показал еще Овертон[2], легко проникает в клетку. Достаточно прибавить к краю покровного стеклышка, под которым в морской воде находятся спермии Inachus, некоторое количество алкоголя в любой концентрации, чтобы увидать немедленное втягивание отростков, свидетельствующее о том, что алкоголь проник внутрь клетки.

Убедившись, что концентрация фиксирующего вещества в физическом смысле большой роли не играет, я думал, что хорошим способом для фиксирования формы может служить моментальное убивание полупроницаемой оболочки: внутренний тургор при этом совершенно устраняется, и если твердый скелет при естественных условиях находится в состоянии, близком к нормальному, то внешняя форма клетки при фиксации сохранится. Это рассуждение вообще правильно, но значение его ограничено. Правда, убивая полупроницаемую оболочку, мы устраняем возможность разбухания клетки от осмотического

[1] Dekhuisen, Comptes rendues de l'Acad. des Sciences, 17 Aout, 1903.

[2] Overton, Vierteljahresschr. der naturf. Ges. in Zürich., 1895.



давления растворов, в ней содержащихся. Но, с другой стороны разбухание или, наоборот, сжатие клетки может возникнуть иным путем, вследствие химического или физико-химического изменения протоплазмы и при фиксации, причем или образуются новые химические вещества, обладающие иным объемом, или же солы протоплазмы превращаются в желы, что также может вести к изменению объема. Такое изменение объема действительно происходит в громадном большинстве случаев при фиксации клетки. Таким образом, например, действует сублимат. В каком бы растворе мы его ни взяли, в морской ли воде или в пресной, действие сублимата одинаково: спермии Inachus в нем разбухают, и отростки втягиваются благодаря тому, что свернувшаяся от действия сублимата протоплазма занимает больший объем и растягивает твердый скелет. Надо прибавить, что степень, до которой втягиваются отростки при фиксации в сублимате, различна в зависимости от быстроты действия реактива: при фиксации под покровным стеклышком сублимат действует менее энергично и, может быть, успевает укрепить скелет раньше, чем протоплазма разбухнет: в результате форма оказывается ближе к естественной.

Общий вывод, к которому я пришел на основании длинного ряда экспериментов с действием различных фиксирующих жидкостей на спермии Inachus scorpio, таков: фиксация есть слишком сложный процесс для того, чтобы можно было заранее предсказать результаты на основании теоретических соображений; сохранение формы зависит не только от характера фиксирующего вещества, его концентрации и пр., но также и от свойств фиксируемой клетки, твердости ее скелета, относительного количества содержащихся в ней протоплазмы и воды и т. д. Кроме того и побочные условия, например скорость проникновения, играют иногда совершенно неожиданную роль[1].

[1] На основании экспериментов с фиксацией спермиев Decapoda я пришел к тому выводу, что изменение формы при фиксации находится вне зависимости от осмотического давления фиксирующей жидкости. В недавно вышедшем в свет 3-м томе своей книги «Osmotischer Druck und Ionenlehre» Гамбургер описывает ряд поставленных им экспериментов с фиксацией крови, которые доказывают, что объем кровяных телец изменяется в ту или иную сторону от действия разных фиксаторов. Объем красных кровяных телец кролика, в нормальной крови равный 48,5, после фиксации 96% спиртом возрос вдвое—до 99, после фиксации формалином—почти втрое, до 125. Когда же фиксированные формалином до объема 125 кровяные тельца были обработаны спиртом, объем понизился до 111—113. Следует заметить, что как алкоголь, так и взятый раствор формалина (жидкость Мельникова—Разведенкова в очень крепком растворе солей) сильно гипертоничны в сравнении с кровью, и тем не менее последовало чрезвычайное увеличение объема вместо уменьшения, которое можно было бы ожидать, если бы осмотическое давление играло какую-либо роль при фиксации.

Метод, который давал мне наилучшие результаты при фиксации формы спермиев, это—действие паров осмиевой кислоты. Пары осмиевой кислоты убивают мгновенно протоплазму, не вызывая заметного разбухания: если мы консервируем в морской воде, то отростки остаются совершенно вытянутыми. Мало того, так же моментально, как жидкую протоплазму, пары осмиевой кислоты убивают и закрепляют скелет, в каком бы вынужденном состоянии он ни находился в минуту фиксации. Только благодаря этому свойству паров осмиевой кислоты мне удалось законсервировать те формы, которые принимают спермии Inachus scorpio в 5%, 3%, 2%, 1,5%, 1,25% и 1% растворах $KNO_3$.

## Глава 3

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ

### 1. Вступительные замечания

В предыдущей главе мы рассматривали спермии Decapoda исключительно с биофизической точки зрения; мы забывали, что перед нами сложнейшие организмы живых клеток, для нас это были только капли жидкости, которым твердые эластические нити придают определенную форму. Точка зрения, с которой мы будем рассматривать те же самые образования в настоящей главе, более глубокая; мы постараемся исследовать жизненные отправления этих клеток, или, точнее, одно из них—подвижность, которая в жизни спермиев вообще выступает на первый план. Нам надо изучить не только движения спермиев сами по себе, но и целесообразность этих движений. Жизнь спермиев сводится к тому, что они отыскивают яйца и соединяются с ними в процессе оплодотворения. Если спермии Decapoda по своему строению столь резко отличаются от спермиев обычного типа (s. flagellifera), то мы заранее должны предполагать, что и процесс оплодотворения окажется здесь необычным. Нельзя сомневаться в том, что все странные особенности в структуре s. vesiculifera должны стоять в связи с особенностями процесса оплодотворения, и нам предстоит изучить, какую роль играют при этом процессе отростки спермиев и их капсулы с чрезвычайно сложно построенным аппаратом центральных телец.

Насколько шире задачи физиологического исследования в сравнении с биофизическим, настолько же труднее выработать здесь вполне удовлетворительные методы и добиться точных положительных результатов. Простое наблюдение спермиев в обычных условиях, т. е. в морской воде или в жидкостях тела животного, не приводит к цели, так как таким путем обнаружить подвижность спермиев не удается. Большинство моих предшественников, которые ограничивались наблюдением спермиев Decapoda при вышеуказанных «обычных» условиях, пришли к тому выводу, что эти спермии и на самом деле неподвижны или почти неподвижны. Наблюдались только сокращение отростков и изменение формы головки спермия (Hermann, 1891; Labbe, 1903), но даже и таким наблюдениям не всегда можно доверять, так как в некоторых случаях за движения спермиев принимали, повидимому, результаты изменения осмотического давления.



Однако в нашем представлении подвижность составляет столь неотъемлемое свойство спермиев, что вполне понятным является стремление большинства исследователей допустить способность спермиев Decapoda к движению, хотя бы такое допущение и противоречило прямым наблюдениям. При этом или предполагают, что движения спермиев чрезвычайно медленны и потому ускользают от наблюдения, или же думают, что спермии приобретают подвижность лишь при особых условиях, в связи с процессом оплодотворения. В пользу последнего взгляда приводят обыкновенно стоящее совершенно особняком наблюдение итальянского зоолога Кано (Cano, 1893), который наблюдал подвижные спермии в receptaculum seminis откладывавшей икру самки Dromia.

К сожалению, однако, описание этого автора слишком поверхностно, чтобы на него можно было положиться. Он не говорит ничего о том, какого рода были замеченные им движения и при каких условиях он их наблюдал. Возможно, что причина подвижности лежала именно в условиях наблюдения (например измененное осмотическое давление), а вовсе не в том, что спермии были взяты из receptaculum seminis в момент оплодотворения.

Приступая к систематическому изучению подвижности спермиев Decapoda, я исходил из того соображения, что каждое из их движений представляет собой акт раздражимости, который вызывается определенными раздражителями. И я старался вызвать эти движения экспериментально, действуя на спермии различными раздражителями, в особенности механическими и химическими. В качестве механического раздражения я употреблял или надавливание на покровное стеклышко, под которым лежат спермии, или изменение осмотического давления, или же соприкосновение спермиев с посторонними предметами. Химические раздражители я брал в растворах, изосмотичных с морской водой, или же прибавляя к морской воде небольшое количество данного вещества; таким образом, я испробовал длинный ряд солей (см. перечень веществ, употреблявшихся для мацерации), морскую воду с более или менее сильно выраженной щелочной или кислой реакцией, различные нервные и мускульные яды: атропин, пилокарпин, хлороформ, хлоралгидрат, вера-

рин, никотин и пр., также вытяжку яичника того же вида раков и вытяжку из добавочных желез.

В результате этих экспериментов мне действительно удалось подметить одно весьма характерное взрывчатое движение спермиев Decapoda, которое ускользало от внимания большинства моих предшественников. При действии некоторых из перечисленных выше раздражителей спермий совершает прыжок, причем происходит взрыв хитиновой капсулы. От действия разных раздражителей капсула может взрывать различно, отчего и характер прыжка меняется.

Каждый спермий может совершить прыжок только раз в своей жизни, и вряд ли можно сомневаться, что этот прыжок имеет место в момент оплодотворения, когда спермий проникает в яйцо; раздражителем при этом должны являться частью соприкосновение спермия с яйцом, частью те или иные химические вещества, выделяющиеся из зрелого яйца.

Могло бы показаться, что эксперименты с действием различных искусственных раздражителей излишни и что всего проще было бы прямо наблюдать процесс оплодотворения; при этом был бы устранен далеко нелегкий при ином способе разрешения вопрос, какой тип прыжка, какой тип взрыва капсулы может считаться нормальным—мы увидим, что от разных раздражителей капсулы взрывают различно. Однако наблюдение процесса оплодотворения сопряжено с значительными, нелегко преодолимыми трудностями. Только редкий случай может доставить возможность наблюдать процесс оплодотворения при естественных условиях. У меня в аквариумах некоторые виды раков жили целыми месяцами, нередко приходилось наблюдать совокупление, но застать момент кладки яиц и оплодотворения мне не удалось ни разу; обыкновенно я находил у самок свежеотложенные яйца по утрам, причем яичник оказывался уже пустым. Приходилось, таким образом, производить оплодотворение искусственно, примешивая спермии в морской воде к яйцам, взятым из яичника. Но я не имел возможности судить о степени зрелости взятых яиц, равно как наблюдать вхождение спермия внутрь совершенно непрозрачного яйца. Я не мог восстановить нормальные условия оплодотворения и первых стадий развития, так как здесь принимает, повидимому, существенное участие секрет добавочных желез. Вследствие этого, хотя подобные попытки искусственного оплодотворения и дали любопытные результаты, хотя мне удалось даже видеть проникновение спермиев внутрь яйца, тем не менее я не уверен, что я действительно наблюдал нормальный процесс оплодотворения, и ни разу мне не удавалось наблюдать дробление такого искусственно оплодотворенного яйца.

Я счел нужным с самого начала настоящей главы указать на



несовершенство методики для того, чтобы читатель не ожидал, что он найдет здесь простое фактическое описание того, как движутся спермии десятиногих раков и как происходит у них оплодотворение. Мои наблюдения и эксперименты установили только отдельные фазы этих процессов, и потребовался ряд гипотетических соображений, для того чтобы связать их между собой в стройную картину.

Я начну с изложения своих наблюдений над подвижностью отростков спермиев, после чего перейду к описанию взрыва капсулы, который влечет за собой прыжок спермия. Затем я опишу, как ведут себя спермии в присутствии яйца, и постараюсь восстановить общую картину процесса оплодотворения и истолковать структуру спермия с точки зрения целесообразности.

### 2. Движение отростков спермия

Наблюдая в продолжение нескольких минут шейные отростки спермиев Galathea, Munida, Paguridae или Homarus, иногда удается заметить их удлинение или укорачивание. Но так как длина отростка изменяется при этом лишь на незначительную величину—редко более 10%—и так как вообще этот род движения совершается медленно и лишь в редких случаях, то нужно много внимания и терпения, чтобы его подметить. Отростки при обыкновенных условиях слегка скручены в спираль с немногими оборотами; при сокращении число оборотов увеличивается, при удлинении спираль выпрямляется, и это составляет лучший признак для обнаружения движения.

Сокращение или вытягивание шейного отростка есть, конечно, такой же акт раздражимости, как вытягивание или вбирание псевдоподии амебы. Химических раздражителей, которые вызывали бы этот процесс, мне при моих экспериментах установить не удалось. Может быть, причиной этому служит постановка экспериментов, слишком грубая для этого процесса. Я прибавлял обыкновенно каплю раствора, действие которого в качестве раздражителя хотел проверить, к одному из краев покровного стеклышка. Хотя раздражитель и действовал здесь односторонне, но место его действия не было достаточно отграничено. Между тем возможно, что химический раздражитель должен действовать только на кончик отростка; я полагаю это на том основании, что лучшим раздражителем является соприкосновение кончика отростка с посторонними предметами (тигмотаксис). Если некоторое количество спермиев примешать под покровным стеклышком к яйцам того же (или иного) вида, то многие спермии усаживаются на поверхности яйца, причем шейные отростки, которых бывает обыкновенно три, играют роль как бы треножника.

Часто случается наблюдать, что треножник расставлен слишком высоко и головка своим дистальным концом отступает от поверхности яйца; в таком случае отростки начинают медленно сокращаться и конец головки притягивается к яйцевой поверхности. В описанном случае движение отростков наблюдается с наибольшей ясностью.

Не у всех видов мне удавалось наблюдать подвижность отростков. В особенности трудно ее подметить у головных отростков s. cephalacantha. У Inachus scorpio каждый отросток имеет обыкновенно свою индивидуальную форму с более или менее бросающимися в глаза характерными изгибами. Я зарисовывал такие спермии и не упускал их из виду по получасу; но если за время наблюдения осмотическое давление в окружающей среде оставалось неизменным, то форма отростков не менялась. На поверхности яйца также не удается установить с полной ясностью, что отростки могут активно сокращаться.

С биофизической стороны нетрудно объяснить движение отростков спермиев и свести его к амебообразному. Каждый шейный отросток мы можем сравнить с псевдоподией амебы, которая приобрела определенную форму благодаря скелетной нити. Однако последняя, как всякое эластическое твердое тело под влиянием внешней силы, может изменять определенным образом свою форму, которая по миновании действия силы снова восстановляется. Спираль при этом всего естественнее будет сокращаться или вытягиваться. И если мы имеем перед собой псевдоподию, закованную в такую спираль, то мы понимаем, что движение этой псевдоподии не может быть беспорядочным, а совершается обыкновенно в одном из двух направлений или (при усилении поверхностного натяжения) весь отросток, оставаясь прямым, сокращается, или же (при ослаблении поверхностного натяжения) он удлиняется. Таким образом, эластическая спираль в отростках спермиев играет роль механизма, который «неупорядоченное», не имеющее определенной постоянной формы движение псевдоподии превращает в «упорядоченное», определенное движение: удлинение или укорачивание по прямой линии.

### 3. Взрыв капсулы и прыжок спермия

Мы уже видели выше, что один раз в жизни спермий может совершить сильный прыжок, обусловливаемый тем, что капсула его взрывает, стреляет в направлении спереди назад, причем головка вследствие отдачи устремляется вперед. Я опишу прежде всего, как происходит этот процесс у Eupagurus prideauxii; приблизительно так же совершается он у остальных Paguridae и у омара. У Galathea и Munida взрыв капсулы происходит



совершенно иным образом, между тем как у s. cephalacantha мы наблюдаем третий тип этого процесса, который впрочем в наиболее существенных чертах сходен с первым.

Вываривая спермии рака-отшельника в едкой щелочи, мы получаем хитиновые капсулы, форма которых при этом, очевидно весьма грубом, методе иногда сильно страдает. Случается, что капсулы принимают вид боченочков с широким цилиндрическим

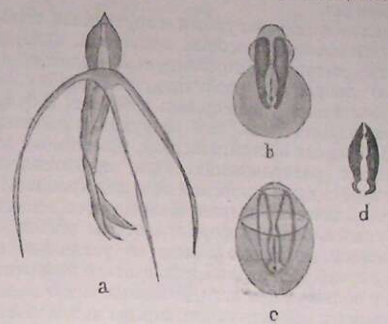



Рис. 32. Pagurus striatus.

a—зрелый спермий в морской воде; b, c—спермии, разбухшие после 2-часового пребывания в 7% глицерине; d—хитиновая капсула после обработки KOH.

внутренним каналом и двойными стенками, причем промежуток между наружной и внутренней хитиновыми стенками низводится до узкой щели. Но чаще форма капсулы нарушается в меньшей степени, капсула остается более вытянутой и внутренняя трубка сохраняет более или менее то сложное строение, которое имеет место в живом спермии (рис. 32 *a—d*).

Канал внутренней трубочки делится перемычкой посредине на две части: передняя часть занята дистальным центральным тельцем, причем для его главного переднего колечка (ср. рис. 14 *e*) имеется особое расширение, а задняя часть канала пустая и ее открытый задний конец замкнут особым хитиновым колпачком или хитиновой пробочкой.

Изучение живых или фиксированных спермиев открывает нам еще бóльшую сложность строения хвостовой капсулы, в особенности ее внутренней трубки.

Судя по окраске при импрегнации золотом, перехваты внутренней трубки образованы не хитином, а особым веществом. Снаружи капсула одета тонким слоем протоплазмы, которая обнаруживается при раздувании спермия от действия растворов

веществ, проникающих сквозь эту полупроницаемую оболочку (рис. 32 *b*, *c*).

В протоплазматической оболочке, прилегая к наружной стенке хитиновой капсулы, обнаруживаются в некоторых случаях эластические формативные волокна. Мы видим у Galathea три меридиональных обруча (рис. 11 *m*); поперечные кольца заметны иногда у Homarus. У Eupagurus и других раков-отшельников я их не наблюдал.

Пространство между наружной и внутренней стенками хитиновой капсулы заполнено особым веществом, которое в противоположность хитину импрегнируется золотом и обладает способностью энергично разбухать, повидимому, соединяясь с водой и значительно увеличиваясь в объеме. Я буду называть это вещество «взрывчатым». Его разбухание наблюдается при самых разнообразных обстоятельствах, при разных химических и механических раздражениях. При приготовлении почти каждого препарата даже в морской воде или кровяной сыворотке у некоторого количества спермиев взрывчатое вещество оказывается разбухшим. Иногда форма капсулы остается при этом почти неизменной, и только объем ее увеличивается. Такой простейший случай разбухания взрывчатого вещества я наблюдал изредка у большинства исследованных мною видов. Наружного динамического эффекта такого взрыва не замечается,—спермий остается неподвижным.

Гораздо чаще при разбухании взрывчатого вещества происходит вывертывание капсулы, при котором внутренняя трубка, чрезвычайно растягиваясь, выворачивается наружу, а затем назад вокруг наружной стенки капсулы. Этот процесс сопровождается обыкновенно выкидыванием центрального тельца. Форма вывертывания капсулы в зависимости от внешних условий (от характера раздражителя) чрезвычайно вариирует.

Вывертыванию капсулы предшествует, повидимому, проникновение воды во внутреннюю трубку. Я говорю «повидимому», потому что обыкновенно этот процесс происходит так быстро, что его не удается рассмотреть. Но при известных, очевидно, ненормальных условиях, например в 4,2% $CaCl_2$ (изосмотичном с морской водой), он задерживается, и его можно проследить стадия за стадией.

На рис. 33 *a* мы видим спермий Eupagurus с неизмененной капсулой. В последней часть внутренней трубочки, содержащая центральное тельце, очерчена довольно резко, а задняя половина трубочки едва виднеется и замкнута пробкой. На рис. 33 *b* пробка уже отвалилась, и в связи с этим задняя часть внутренней трубки обозначилась резко; возникает впечатление, что она наполнилась водой. Мало-помалу вода проникает и в передний отдел внутренней трубочки, сначала часто только с одной



стороны центрального тельца (*c*), а затем и со всех сторон (*d*). Эти стадии можно проследить на одном и том же спермии; вслед за стадией *d* происходит обыкновенно выворачивание капсулы.

Этот последний процесс нормально совершается также чрезвычайно быстро, так что проследить его подробно не удается.

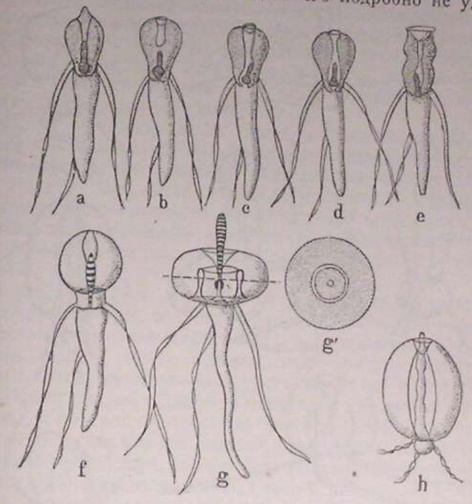



Рис. 33. Выбрасывание хвостовой капсулы у Eupagurus prideauxii.

a—до начала процесса; b—e—начальные стадии; g—нормально выброшенная капсула g'—поперечный разрез через нее на уровне пунктирной линии; h—сверхнормально выброшенная капсула.

Но нередко, очевидно при ненормальных условиях, он останавливается, не дойдя до конца. Просматривая препарат, на котором большинство капсул вывернуто, обыкновенно замечаешь несколько капсул, которые остановились, не закончив процесса. Таким образом можно подобрать серию капсул, иллюстрирующую постепенный ход процесса. На рис. 33 *e*—*h* в тексте даны схематические изображения последовательных стадий. Прежде всего вздувается пузырем задняя половина капсулы (*e*, *f*). Затем наружная стенка вздувшегося пузыря заворачивается вперед до соприкосновения с наружной стенкой невздутой части; в то же время стенка внутренней трубки, чрезвычайно растяги-

ваясь, также заворачивается и становится наружной стенкой вывороченной капсулы (рис. 33 *g*).

Как я уже сказал, часто выворачивание капсулы останавливается на этой стадии, которую я буду называть нормальным

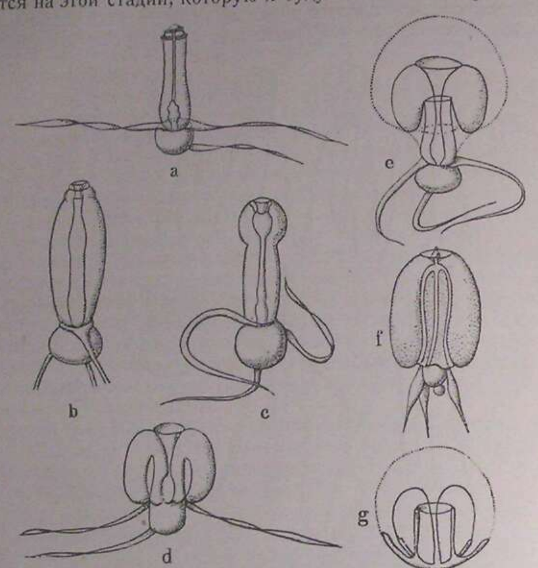



Рис. 34. Выбрасывание хвостовой капсулы у Homarus vulgaris.

a—до начала процесса; b—после суточного пребывания в 6,9% растворе щавелевокислого калия—взрывчатое вещество разбухло, не вызвав взрыва капсулы; c—после суточного пребывания в 18,5% $MgSO_4$—начало выбрасывания; d—«нормально» выброшенная капсула в морской воде; e—после суточного пребывания в 6,9% растворе щавелевокислого калия—капсула выброшена «нормально», причем протоплазматическая мембрана, ранее прилежавшая тесно к хитину, вздулась пузырем; f—сверхнормально выброшенная капсула (морская вода)—нити деформированы, ядро сильно сжато, от него отделяется капелька; g—после суточного пребывания в щавелевокислом калии (ср. c, e).

выворачиванием капсулы; почему «нормальным», я объясню ниже. Но не всегда процесс останавливается на этой стадии, иногда капсула выворачивается и далее—сверхнормально, как показано на рис. 33 *h*: внутренняя трубка выворачивается при этом до самого основания, а передний край загиба заходит далеко кпереди на головку. Капсула вывернута здесь, так сказать, наизнанку: ее прежняя наружная стенка стала



внутренней, а внутренняя, чрезвычайно растянутая,—наружной. Из переднего отверстия вывернутой капсулы торчат более или менее изуродованная головка и концы шейных отростков.

На рис. 34 *a*—*g* я даю различные стадии вывертывания капсулы Homarus vulgaris после 24-часового действия изосмотичных с морской водой растворов щавелевокислого калия и $MgSO_4$. Часть спермиев остается здесь с невывернутой (*a*) или только разбухшей (*b*) капсулой; у других капсула останавливается в самом начале процесса выворачивания (*c*), выворачивается нормально (*d*, *e*) или сверхнормально (*f*); иногда соль из раствора успевает проникнуть через протоплазматическую оболочку и вздувает ее пузырем (*e*, *g*).

Рис. 34 *b* представляет интерес при сравнении с рис. 34 *a*, так как показывает, до каких размеров может доходить разбухание взрывчатого вещества, не вызывая вывертывания капсулы. На рис. 34 *g* обнаруживается ясно, что «сверхнормальное» вывертывание капсулы влечет за собой порчу как головки, при сдавливании которой отделяется свертывающий в шар кусок, так и шейных отростков. Но особенный интерес представляют рис. 34 *c*, *d* и *e*.

На рис. 34 *c* мы застаем начало вывертывания капсулы, задняя треть которой вздулась пузырем. Лаббе, который описал процесс выбрасывания капсулы как последние стадии развития спермия (Labbe, 1904), относит этот пузырь к вздувшейся протоплазматической оболочке; как видно из моего рисунка, это неверно: пузырь образован наружной хитиновой оболочкой капсулы, к которой протоплазматическая оболочка плотно прилегает. Еще яснее это доказывается рисунками 34 *e* и 34 *g*, изображающими спермии, сквозь протоплазматическую оболочку которых проник щавелевокислый калий; вследствие этого протоплазматическая оболочка вздулась пузырем, как она вздувается от действия глицерина. Но так как через хитиновую оболочку щавелевокислый калий, очевидно, не проникает, то вывертывание капсулы происходит совершенно так же, как в том случае, когда протоплазматическая оболочка прилегает к хитиновой (рис. 34 *d*). Отсюда вывод: в процессе вывертывания капсулы протоплазматическая оболочка существенного участия не принимает.

* * *

До сих пор мы еще не говорили об участии центрального тельца в процессе вывертывания капсулы. Это участие наблюдается не постоянно, но во многих случаях, и особенно часто выкидывается центральное тельце при «нормальном» вывертывании капсулы. В чем состоит выкидывание центрального тельца, мы видели уже в главе I. Этот процесс выкидывания дистального

центрального тельца изображен на рис. 14 *f—i* (Pagurus striatus) и рис. 16 *g—i* (Homarus vulgaris). Так как внешние условия (или раздражители), под влиянием которых выкидывается центральное тельце, при моих экспериментах весьма различны, то неудивительно, что способы выкидывания поражают своим разнообразием. У Pagurus центральное тельце (или, точнее, твердая часть его) состоит из спиральной нити, которая в разных отделах построена различно: в пояске, т. е. между проксимальным центральным тельцем и передним расширением дистального, спираль очень тонкая (рис. 14 *i*), указанное выше расширение поддерживается одним или двумя особенно плотными и широкими обручами; далее обороты спирали идут, слегка суживаясь, к заднему свободному концу. При выкидывании то та, то другая часть спирали развертывается особенно усиленно; иногда спираль распадается на ряд колечек (рис. 14 *g*), иногда она при этом раздувается (рис. 14*h*). Конечно, на своих рисунках я мог изобразить только немногие из наблюдаемых вариаций. Не менее разнообразны последние у омара, но здесь структура центрального тельца для меня не совсем ясна,—вероятно, как я указывал выше, вследствие плохой консервировки.

* * *

При выворачивании капсулы наблюдается движение спермия, тем более энергичное, чем быстрее совершается процесс: если выворачивание происходит очень медленно, то спермий остается почти неподвижным. В зависимости от формы выворачивания изменяется и форма движения. Если взрыв капсулы «нормальный» и мгновенный, то спермий совершает энергичный прыжок головкой вперед. При «сверхнормальном» взрыве капсулы прыжок двойной: сначала вперед, потом назад. При различных промежуточных ненормальных формах прыжки могут быть весьма различны. Если капсула только разбухает, но не выворачивается, то прыжка не наблюдается.

Попытаемся объяснить эти процессы с биофизической стороны. Вопрос об энергии, которая расходуется на прыжок, разрешается довольно просто. Ее главным источником является, очевидно, разбухание взрывчатого вещества. Последнее, очевидно, обладает способностью от соприкосновения с морской водой выпадать, свертываться, и это позволяет думать, что мы имеем здесь дело с одним из белковых веществ, многие из которых, как известно, обладают способностью разбухать, соединяясь с водой. Процессы, которые наблюдаются при начале взрыва капсулы у Eupagurus (рис. 33 *b—e*), показывают, что вода, повидимому, должна действительно проникнуть к взрывчатому веществу через внутреннюю трубку после выпадения хитиновой пробочки: как кажется, хитиновая оболочка непроницаема не



только для солей, но и для воды и в этом отношении сходна с пробковой оболочкой растительных клеток. После откупоривания внутренней трубочки вода проникает к взрывчатому веществу, вероятно, в каком-либо особо измененном пункте внутренней хитиновой стенки (например в области окрашиваемых золотом обручей). Что при разбухании взрычатого вещества освобождается значительное количество энергии, видно из того, как сильно растягивается хитиновая оболочка, когда следствием взрыва является только увеличение объема капсулы без изменения формы (рис. 34 *b*).

Кроме этого главного имеется, очевидно, другой независимый источник энергии, который освобождается при выкидывании центрального тельца. Что это за энергия, определить точнее нелегко; возможно представить себе два случая: или эта энергия освобождается жидкой частью центрального тельца—центросолом, или же твердым скелетом. В первом случае это, может быть, поверхностная энергия, как при амебообразном движении, или же химическая энергия, вроде соединения с водой взрывчатого вещества. Наиболее вероятным мне кажется, однако, что это—эластическая энергия твердого скелета. В спокойной капсуле Pagurus до взрыва (рис. 14 *e*, *i*) спираль, повидимому, сдавлена, как пружина, выведена из нормального в вынужденное состояние и задерживается какими-либо закрепами в этом состоянии, скрывая значительный запас потенциальной энергии. При выкидывании неизвестные нам закрепы разрываются, пружина выпрямляется, и эластическая энергия становится свободной. Из механики мы знаем, что таким образом в пружинах могут освобождаться большие количества энергии и эффект получается очень заметный, особенно если пружина из вынужденного состояния в естественное приходит моментально. Возможно, что у некоторых видов этот источник энергии при производстве прыжка спермия играет существенную роль наряду с главным—разбуханием взрывчатого вещества.

Если эластическая энергия центрального тельца уже по существу вызывает движение, имеющее определенную форму, то для перевода неупорядоченного движения разбухающего взрывчатого вещества в упорядоченное движение—прыжок спермия в определенном направлении—необходим твердый механизм. Последний имеется налицо в виде хитиновой капсулы и центрального тельца.

Хотя я не пробовал приготовлять модель способной выворачиваться капсулы, но теоретически это задача выполнимая. Из каучука или другого эластического растяжимого вещества можно приготовить упругую капсулу с более плотной наружной и более растяжимой внутренней стенкой; при помощи кольцевидных обручей, утолщений должны быть нанесены те пункты,

где наружная стенка сложится при выворачивании в складку и где остановится заворот внутренней трубочки наружу. Если, приготовив такую модель, мы через особое отверстие вдунем во внутреннюю полость (в живом спермии занятую взрывчатым веществом) воздух или впустим из шприца воды, то капсула вывернется, как у Pagurus. Мы можем произвести и механический эффект, соответствующий прыжку спермия, если к переднему концу нашей модели капсулы присоединим придаток в форме головки и отростков, и несколько подобных моделей соединим с видоизмененным сегнеровым колесом. Впустив одновременно воду во внутренние полости всех капсул, мы увидим, что за взрывом их последует прыжок головок в обратную сторону (вперед) и поворот всего сегнерова колеса в этом направлении.

Если во внутреннюю трубочку капсулы вставить сдавленную насильственно спиральную пружину, которая выпрямлялась бы при посредстве той или иной передачи в момент взрыва капсулы, то от выкидывания этого «центрального тельца» механический эффект усиливался бы, т. е. «спермии» прыгали бы с большей силой в том же направлении. Но в живом спермии роль центрального тельца, как мне кажется, не такова или, по крайней мере, не только такова. Я думаю, что центральное тельце играет также роль той упомянутой выше при описании модели зацепки, которая должна останавливать выворачивание внутренней трубочки на известной стадии. Я замечал, что в тех случаях, когда центральное тельце выкидывается, капсула взрывает по большей части «нормально» и, наоборот, при «сверхнормальном» взрыве капсул центральное тельце оказывается невыкинутым. С биофизической точки зрения нетрудно представить себе, что центральное тельце, выкидываясь, может исполнять роль зацепки, если мы примем, что между центральным тельцем и внутренней трубочкой существует известная сила сцепления.

* * *

Модель, которую я описал выше, настолько сложна, что на практике может оказаться трудновыполнимой. Но механизм, заложенный в живом спермии, несомненно гораздо сложнее. Это доказывается большим разнообразием форм выбрасывания капсулы; кроме того, многие особенности живого спермия—способ развития энергии путем проникновения воды, связь с центральным тельцем и пр.—в нашей модели очень упрощены. Что касается разнообразия форм взрыва капсулы, то я думаю, что это явление обусловливается неестественными условиями и необычными раздражителями, которыми этот процесс вызывался в моих экспериментах.

Тот способ взрыва капсулы, который я назвал «сверхнормальным», действительно носит очевидные признаки болезненного процесса и влечет за собой гибель спермия. Когда капсула целиком выворачивается назад, она сильно сдавливает головку, причем у Eupagurus исчезает характерная винтообразная форма последней и разрушаются формативные волокна; еще более очевидным признаком гибели головки является отрывание от нее кусков, которые немедленно принимают шарообразную форму (рис. 33 *h* и 34 *f*). Не может быть сомнения, что такой спермий негоден для процесса оплодотворения, испорчен «сверхнормальным» взрывом капсулы, от которого сильно портятся также и шейные отростки [1]. Кроме того, если считать прыжок спермия целью взрыва капсулы, то последний должен быть признан неудавшимся в тех случаях, когда останавливается на начальных стадиях. Мне кажется, что единственным имеющим функциональное значение способом взрыва капсулы должен быть признан тот, который я называю «нормальным» и при котором капсула выворачивается наполовину, не испортив при этом ни головки, ни шейки, а центральное тельце выкидывается; притом же этот взрыв капсулы должен быть мгновенным, так как в этом случае энергия взрыва расходуется наиболее производительно.

* * *

Я потратил много усилий, много времени в надежде отыскать специфический раздражитель для описанного выше процесса—такой раздражитель, который, действуя на спермии, неизменно вызывал бы «нормальный» взрыв капсулы. Конечно, есть много физиологических процессов, которые могут быть вызваны одинаково самыми разнообразными раздражителями: лучший пример—сокращение мускула. Но, с другой стороны, именно для движения спермиев нам известны специфические раздражители,—я имею в виду любопытное открытие Пфеффера,

[1] Меня удивляет, как Лаббе (Labbé, 1904) мог принять «сверхнормальный» взрыв капсулы за конечную стадию естественного развития спермия Homarus; очевидные признаки разрушения спермия ускользнули от его внимания. Лаббе утверждает, что в результате выворачивания капсулы меняется форма головки: у «незрелого» спермия, т. е. до выворачивания, головка имеет форму полушария; у «зрелого» она становится будто бы вытянутой, как у Pagurus. Уже с биофизической стороны такой процесс представлялся бы загадочным, и мне кажется, что Лаббе впал здесь в ошибку. По его словам «зрелый» спермий, изображенный на его рис. 12, стр. IV, освободился от остатков вывороченной капсулы; а я думаю, что головка этого спермия закована как в броню в наружную стенку хитиновой капсулы, которая после выворачивания стала внутренней, между тем как прежняя внутренняя стенка, выворотившись наружу и сильно растянувшись, разорвалась и разрушилась. Я рекомендую сравнить рис. 12 Лаббе с моим рис. 34*f*. Следует только принять в соображение, что наружная стенка вывороченной капсулы часто разрушается. Напоминаю читателю, что от внимания Лаббе ускользнула связь вывертывания капсулы с движением спермия.

который доказал, что спермии папоротников притягиваются яблочной кислотой, а спермии лиственных мхов—тростниковым сахаром. Идя по пути, указанному знаменитым ботаником, я испробовал действие многих веществ, причем брал не только различные неорганические и органические соединения, но также и некоторые физиологические жидкости, участие которых при взрыве капсулы мог подозревать: кровяную сыворотку самки того же вида, морскую воду, в которой были растерты ее добавочные половые железы или ее неоплодотворенные яйца из яичников; впрочем, относительно последних я не мог гарантировать их зрелости. Мои старания не увенчались, однако, успехом: специфического раздражителя, который вызывал бы неизменно «нормальный» взрыв капсулы, я не нашел. В большинстве случаев от действия испытуемых жидкостей некоторое количество капсул взрывало—часть «нормально», другие «сверхнормально» или только наполовину. Процентное отношение выкинутых и, в частности, «нормально» выкинутых спермиев при разных условиях менялось; иногда раздражитель действовал немедленно, в других случаях спермии должны были пробыть в испытуемой жидкости некоторое время.

Особенно успешно вызывается взрыв капсулы при механических раздражителях. Достаточно подавить на покровное стеклышко, под которым помещаются спермии, чтобы часть их немедленно выкинула капсулы—«нормально» или ненормально. Иногда для этого достаточно уже тяжести покровного стеклышка. Я не раз наблюдал под микроскопом, как лопались от надавливания сперматофоры: при этом случалось нередко, что капсулы всех выброшенных спермиев взрывались, иногда все до одного «нормально», иногда—также все—«сверхнормально». К механическим же раздражителям я отношу действие осмотического давления. Как в гипертонических, так в особенности в гипотонических растворах капсулы у большого количества спермиев взрывают.

В результате моих экспериментов оказывается, что спермии Decapoda подобно мускульным клеткам отвечают на действие самых разнообразных раздражителей. Но из этого, конечно, еще не следует, чтобы при естественных условиях для них не было одного специфического раздражителя, как яблочная кислота для спермиев папоротников; ведь и для мускульных клеток есть такой специфический естественный раздражитель—нервный ток. Нет необходимости думать, что этот специфический раздражитель для спермиев есть какое-либо химическое вещество. Может быть, мы имеем случай более сложный; может быть, естественный взрыв капсулы обставлен известными условиями, определенным положением спермия, и не одним, а многими последовательными или одновременными раздражителями. Весьма вероятно, что взрыв капсулы происходит в момент оплодотворения, и в следующем параграфе мы рассмотрим кое-какие данные по этому вопросу.



* * *

Предыдущее описание относится к спермиям большинства раков-отшельников и омара. S. cephalacantha крабов взрывают и прыгают приблизительно таким же образом. Если я все-таки выделяю s. cephalacantha по отношению к их взрыву в особый тип, то только потому, что по большей части взрыв капсулы сопровождается здесь изменением формы головки и ее отростков. Повидимому, в s. contracta cephalacantha капсула производит известное давление на осмотическую систему головки, и это давление при взрыве капсулы снимается, что ведет к тому же результату, как понижение осмотического давления в наружной среде: вода проникает извне в головку и раздувает ее в шар, причем отростки втягиваются. Это втягивание головных отростков происходит не при всяком взрыве капсулы, но я думаю, что оно сопровождает «нормальный» взрыв при процессе оплодотворения, так, как, повидимому, этим обеспечивается проникновение всего мужского ядра в яйцо (см. следующий параграф).

Совершенно иначе происходит взрыв капсулы у Galathea и Munida. Здесь внутренняя хитиновая трубочка не выворачивается наружу, а выскакивает прямо назад; по крайней мере, я не видал выворота ни при одном из моих экспериментов. Строение хитиновой капсулы этих двух близко родственных форм ясно из рис. 35, где капсулы изображены после обработки кипящим KOH, от которого все они, конечно, более или менее изменились. Обращает на себя внимание строение внутренней хитиновой трубочки Galathea, на середине протяжения которой развит утолщенный поясок. В области этого пояска внутренняя хитиновая трубочка соприкасается с наружной (*a*, *b*), однако только соприкасается, может быть склеивается, но не сливается; последнее ясно из рис. 35 *c*, *d*. Благодаря описываемому утолщенному пояску внутренняя полость между стенками капсулы распадается на две несообщающиеся между собой камеры: переднюю и заднюю. У Munida (*e* и *f*) также имеется утолщенный поясок внутренней трубочки, но он лежит не посредине, а занимает заднюю половину трубочки; благодаря этому внутри капсулы здесь развита только одна камера, соответствующая передней камере Galathea. Как у Paguridae и Homarus, и здесь заднее отверстие трубочки замкнуто хитиновой пробочкой, которая у Galathea видна только на рис. 35 *a*, а на рис. 35 *b*—*d* оказывается отвалившейся. Ка-

нал внутренней трубочки в живом спермии имеет сложную форму, которая на вываренных в КОН спермиях более или менее изменяется. Этот канал в живом спермии занят дистальным центральным тельцем, для помещения различных отделов которого и предназначены разные расширения канала. Снаружи хитиновая капсула, как у Paguridae или Homarus, на живом спермии одета протоплазматической оболочкой. Что касается внутрикапсулярной полости, то у Galathea замечается различие между передней и задней ее камерами. Передняя камера занята веществом, кото-

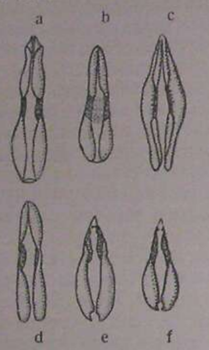



Рис. 35. Вываренные в КОН хитиновые капсулы Galathea strigosa (a—d) и Munida rugosa (e, f).

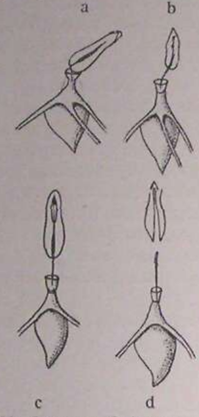



Рис. 36. Спермии Galathea squamifera, мацерированные в концентрированной морской воде, слабо подкисленной муравьиной кислотой.

рое по отношению к окраскам (рис. 10 *b*, *c*) сходно с «взрывчатым веществом» Eupagurus; жидкость, выполняющая заднюю камеру Galathea, не окрашивается. У Munida единственная камера заполнена взрывчатым веществом.

Для помещения капсулы на шейке выдолблена особая чашечка из очень прочного вещества, может быть, из хитина. Я говорю «может быть» потому, что капсула легко вываливается из нее, и если бы чашечка даже не растворялась при кипячении в КОН, то найти ее было бы очень трудно. Капсула вываливается из чашечки и при действии менее сильных реактивов. На рис. 36 *a—d* в тексте изображены спермии Galathea после краткого пребывания в морской воде, подкисленной муравьиной кислотой. Капсула во всех четырех случаях отвалилась, но центральное тельце сохранило свою связь с шейкой и выдвинулось



из канала внутренней трубочки капсулы: на рис. 36 *a—c* только наполовину, на рис 36 *d*— целиком.

Когда взрывчатое вещество разбухает, то может случиться, что капсула и здесь только раздувается, не меняя формы. Но обыкновенно капсула взрывается, и при этом происходит разрыв между наружной и внутренней хитиновой стенками по краю заднего отверстия внутренней трубочки; вся внутренняя хитиновая трубочка выталкивается назад, так как, разбухая, взрывчатое вещество толкает срединный поясок внутренней трубочки. Вместе с этим выкидывается назад и дистальное центральное тельце. На рис. 11 *i* (живой объект) мы видим, что внутренняя хитиновая трубочка оказывается выкинутой до передней границы утолщенного пояса и что взрывчатое окрашивающееся золотом

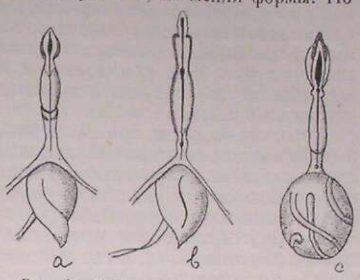



Рис. 37. Выбрасывание хвостовой капсулы у Galathea squamifera в гипотонических растворах.

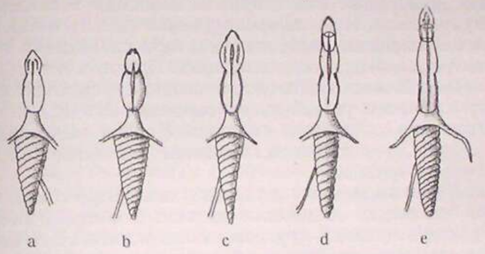



Рис. 38. Выбрасывание хвостовой капсулы у Munida rugosa после 6 час. пребывания в морской воде под покровным стеклышком.

вещество после взрыва капсулы занимает действительно большой объем.

На рис. 37 *c*, где взрыв капсулы произошел от пониженного осмотического давления, мы видим, что протоплазматическая оболочка при взрыве не разрывается, а растягивается, одевая выскочившую наружу внутреннюю трубочку; на препарате протоплазматическая оболочка отстала от выкинутой внутрен-

ней трубочки, как это часто бывает при усиленном внутреннем тургоре. Для выяснения структуры выкинутого центрального тельца см. также рис. 10 *e*.

На рис. 38 *a—e* я даю ряд стадий, изображающих взрыв капсулы у Munida rugosa; эти капсулы взрываются уже после пребывания в течение 2 и более часов в морской воде под покровным стеклышком. Я полагаю, что этот рисунок легко понять, сравнив с рис. 35 *e, f* и приняв в соображение, что на живом объекте из внутренней трубочки хорошо виден только утолщенный поясок.

Хотя, как мы видим, при взрыве капсулы у Galathea и Munida и наблюдаются некоторые вариации, но все они, повидимому, довольно близки к «нормальному» взрыву; формы, которая была бы близка к «сверхнормальному» взрыву и вела бы к разрушению спермия, как у Eupagurus и др., здесь не наблюдается. Если взрыв капсулы произошел моментально, то он влечет за собой прыжок спермия вперед. Легко сообразить, как можно построить модель этих спермиев и воспроизвести их прыжок при помощи сегнерова колеса.

### 4. Спермий при процессе оплодотворения

Прошло едва четверть века с тех пор, как О. Гертвиг (O. Hertwig, 1878) впервые описал процесс соединения спермия с яйцом у морского ежа и привлек внимание исследователей к этому процессу. И за это время удалось сделать очень многое в этом направлении; оплодотворение было наблюдаемо в сотнях случаев—от амебы до млекопитающего. При этом исследователи не довольствовались наблюдением того, как происходит процесс при естественных условиях, но вызывали его искусственно, смешивая семя с яйцами. И в настоящее время редко находишь такие формы, у которых исследование наталкивается на непреодолимые трудности.

Как я уже упоминал в введении к настоящей главе, мне не удалось наблюдать соединения спермия с яйцом у Decapoda, но я не хочу выставлять трудности исследования этого процесса непреодолимыми; напротив, я убежден, что если бы я поставил себе те задачи, которые ставят обычно при подобного рода исследованиях, то я добился бы успеха и законсервировал бы достаточное количество яиц на разных стадиях оплодотворения. Яйца Decapoda велики, богаты желтком и весьма трудно фиксируются и режутся, но при достаточной настойчивости и терпении нужно только время для того, чтобы преодолеть эти технические трудности.

Дело в том, однако, что я не ставил себе обычной задачи проследить соединение мужского и женского наследственных



веществ в процессе оплодотворения. Мне был интересен только первый момент процесса: как спермий проникает в яйцо. Для этого необходимо было исследовать исключительно живой материал, что, вообще говоря, и в других случаях удается не часто. А самые первые стадии возможно наблюдать только тогда, когда выполнимо искусственное оплодотворение. Но даже в самом благоприятном случае проникновение спермия внутрь яйца происходит так быстро, что этот процесс и для s. flagellifera, в особенности с физиологической стороны, до сих пор детально не прослежен; не мог проследить его с полной ясностью и я для s. vesiculifera.

Совокупление происходит у исследованных в этом отношении Decapoda [1] задолго до кладки яиц и процесса оплодотворения в собственном смысле. У крабов (Brachyura, Oxystomata, Dromiidae) самец наполняет сперматофорами receptaculum seminis самки, где спермии остаются в течение всего сезона; у Inachus scorpio в моих аквариумах одна и та же самка откладывала яйца и выводила молодь до трех раз без повторения копуляции, и после третьего раза в receptaculum seminis оказывалось достаточно спермиев. У остальных Decapoda receptaculum seminis отсутствует, и самец прилепляет свои сперматофоры к брюшной стороне самки (у отшельников также к раковине). Вероятно, у морских форм прилепленные к брюшку сперматоформы остаются только короткое время, так как мне приносили обыкновенно самок или с отложенными уже яйцами или до копуляции. Только в одном случае я получил самку Scyllarus arctus, у которой на брюшной стороне на двух передних абдоминальных щитках и притом только с одной правой стороны оказалось небольшое пятно прилепленных сперматофоров; эта самка только что освободилась от вылупившихся зародышей, последний из которых вышел на моих глазах. Повидимому, самка была поймана в момент копуляции, которая оказалась незаконченной; откладывать яйца, которыми были полны ее яичники, она не сочла удобным, и на другое утро пятно со сперматофорами исчезло с ее абдомена.

При таких обстоятельствах я, конечно, не мог наблюдать кладку яиц у Decapoda, лишенных receptaculum seminis, но я уверен, что это удалось бы мне у крабов, если бы я взял на себя труд по нескольку раз в день просматривать самок, находившихся в моих аквариумах. По описанию других исследователей самка загибает свой абдомен, устраивая почти герметически замкнутую зачатковую камеру, в которой, повидимому, и происходит смешение яиц и спермиев, если только процесс оплодотворения не совершается ранее в концевом

[1] B r a n d e s, Biol. Centr., 1897; C a n o, Atti R. Acad. Sc. Phis. et Mat., vol. 6, 1893.

отделе яйцевода. В зачатковой камере вода находится в движении, помешивается благодаря действию абдоминальных ножек; добавочные железы изливают свой секрет, который идет главным образом на образование оболочек вокруг яиц и ножек, благодаря чему яйца приклеиваются.

Понятно, что трудно воспроизвести искусственно эту обстановку оплодотворения. Трудно получить зрелые яйца и секрет добавочных желез; если бы и удалось произвести оплодотворение, было бы нелегко без специальных аппаратов сохранять яйца живыми: снятые с абдомена самки, они недолго выживают. Я уже описал выше, как я поступал: я помещал крупные яйца на предметное стекло в морскую воду и покрывал покровным, принимая обычные предосторожности, чтобы не раздавить. Затем я освобождал в другой капле морской воды спермии из сперматофоров и прибавлял их в небольшом количестве к яйцам под края покровного стекла, поддерживая водяные токи при помощи пропускной бумаги. Я пробовал прибавлять также настой кожных добавочных желез самки и разных раздражителей, но интересных результатов не получал.

Хотя такая обстановка экспериментов, очевидно, очень несовершенна, но и при ней мне удавалось получить любопытные данные. Если такой эксперимент произвести с какими-либо подвижными спермиями обычного типа, то спустя короткое время все спермии расположатся в непосредственной близости к яйцам и если их было немного, все пристанут к поверхности яйца своими головками при радиальном направлении хвоста. К моему удивлению я увидал то же самое при первом эксперименте с неподвижными спермиями Decapoda—они тоже облипают поверхность яйца, но не передвигаются при этом активно, а пассивно переносятся токами воды.

Если ток воды пронесет спермий Galathea близ яйца таким образом, что один из отростков коснется поверхности яйца, то последний обыкновенно прилипает, пристает к яйцу (рис. 39 *a*). Наблюдая за зацепившимся таким образом спермием и поддерживая токи воды под покровным стеклом, мы видим, что спермий пассивно колеблется, вертится, как на ножке, на прилипшем отростке. Обыкновенно при этих движениях рано или поздно и другой отросток касается случайно поверхности яйца и прилипает к ней (*b*). Теперь он может колыхаться только в одном направлении, и естественно, что рано или поздно и третья ножка пристает к поверхности (*c*). Теперь спермий стоит прочно, как на треножнике, причем его ось правильно ориентирована к поверхности яйца, передним концом к последней. Если после прикрепления третьей ножки передний конец головки оказывается на некотором расстоянии от поверхности яйца, то отростки мало-помалу сокращаются, и спермий подходит к яйцу вплотную (*d*).



Я выразился, что отростки спермия прилипают к поверхности яйца; возможно, что здесь действительно происходит прилипание—путем ли выделения особого клея или благодаря сцеп-

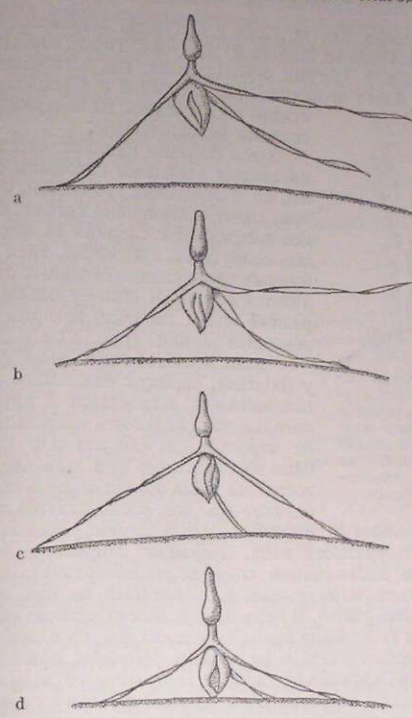
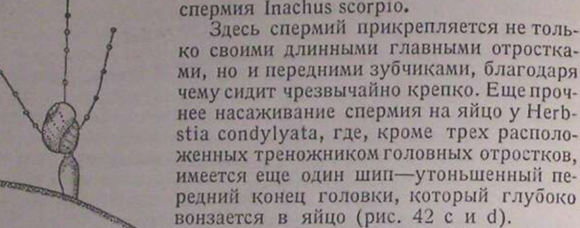



Рис. 39. Спермий Galathea squamifera, насаживающийся на поверхность яйца.

лению протоплазмы отростка с яйцевой оболочкой. Но, кроме того, мы имеем здесь просто механическое сцепление: оболочка яйца под микроскопом представляется во многих случаях пористой, и за эти-то поры и зацепляется кончик отростка, как заноза.

Случается, что ток воды подносит спермий к яйцу хвостовой капсулой вперед. Заостренный конец капсулы попадает в пору оболочки яйца и заходит внутрь более или менее глубоко (рис. 40).

Совершенно так же, как у Galathea, становятся на свой треножник спермии Munida и Paguridae. То же, вообще говоря, мы замечаем у spermia cephalacantha, где встречаются часто не три, а более отростков. На рис. 42 *a* и *b* изображены две стадии насаживания на поверхность яйца спермия Inachus scorpio.



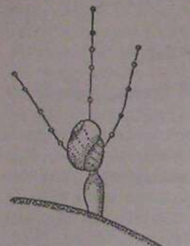


Рис. 40. Спермий Galathea squamifera, случайно воткнувшийся в яйцо задним концом. Отростки начали мацерироваться, их протоплазма распадается на капли.

Здесь спермий прикрепляется не только своими длинными главными отростками, но и передними зубчиками, благодаря чему сидит чрезвычайно крепко. Еще прочнее насаживание спермия на яйцо у Herbstia condylyata, где, кроме трех расположенных треножником головных отростков, имеется еще один шип—утоньшенный передний конец головки, который глубоко вонзается в яйцо (рис. 42 с и d).

У всех исследованных мной форм, как у Galathea, наряду с описанным способом насаживания встречается и другой, при котором за поверхность яйца зацепляются не отростки, а капсула или капсула и один из отростков; при этом спермий ложится на яйцо обыкновенно боком; часто, однако, ось его располагается также по радиусу—только в обратном направлении: задним концом вперед, к поверхности яйца. Возникает вопрос, какой же из двух типов насаживания спермия на поверхность яйца должен считаться нормальным, т. е. который из них предшествует оплодотворению. В первой главе мы совершенно независимо от каких бы то ни было физиологических фактов и соображений, оставаясь исключительно на почве морфологии, пришли к тому выводу, что хитиновая капсула соответствует заднему хвостовому отделу спермия. Уже по одному этому соображению ориентировка спермия, которая изображена на рис. 39, представляется нормальной в противоположность неестественной ориентировке рис. 40, где вперед направлен задний конец. Есть, однако, одно совершенно независимое соображение, убедительно свидетельствующее в том же направлении. Когда мы видим, как спермий насаживается своими отростками, становится на них головкой вперед, как на треножник, то нам делается ясно, что отростки суть такие же приспособленные к определенной функции органы клетки, какими являются конеч-



ности у животных. По их целесообразной функции мы можем назвать эти отростки н а с т а в л я ю щ и м и. И нам становится понятным, почему число этих наставляющих отростков, и головных, и шейных, так часто равно 3. С механической точки зрения это число наиболее выгодное, хотя, конечно, наставляющий треножник может быть заменен подставкой и с бо̀льшим числом точек опоры, как у Scyllarus, Astacus, Inachus и пр. Если таким образом ориентировка спермия, показанная на рис. 39, дает нам физиологическое объяснение целесообразности отростков, то для ориентировки рис. 40 отростки оказываются излишними, и вообще назначение их остается совершенно непонятным.

Предположим, что капсула спермия Galathea, прочно поставленного на поверхность яйца при помощи своего треножника, взрывает,—что́ должно в этом случае произойти? Я никогда не видал такой картины, но на рис. 41 *a—c* я рисую ее так, как она представляется в моем воображении. При нормальном взрыве капсулы головка получает толчок вперед и внедряется в яйцо, разрывая его оболочку. Вместе с головкой проникает в яйцо и шейка, содержащая проксимальное тельце (*b*). Сама же капсула и концы наставляющих отростков остаются снаружи и обрываются. Мы уже знаем, в каком месте обрывается обыкновенно капсула (ср. рис. 36): в месте соприкосновения с шейкой. Здесь, как мы знаем, лежит переднее колечко дистального центрального тельца, и мы знаем из физиологии s. flagellifera, что именно в этом пункте обрывается обыкновенно хвост, если он не входит внутрь яйца при оплодотворении. Дериваты дистального центрального тельца, равно как и митохондральные нити наставляющих отростков, для дробления оплодотворенного яйца не нужны.

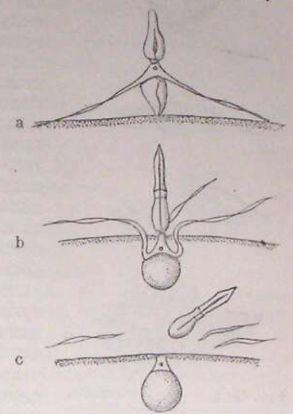



Рис. 41. Процесс проникновения спермия в яйцо Galathea (схема).

По только что описанному образцу можно нарисовать воображаемую картину проникновения внутрь яйца всех s. isthmacantha. Но для s. cephalacantha ее следует несколько изменить: если шейные отростки могут остаться снаружи от поверхности яйца, то содержащие хроматин головные отростки должны, не-

сомненно, проникнуть в яйцо. Мы знаем, что в момент выбрасывания капсулы головка s. cephalacantha часто вбирает в себя шейные отростки; это и должно происходить в момент оплодотворения, и в таком случае в яйцо проникает весь хроматин.

Я снова подчеркиваю, что процесса оплодотворения у Galathea я не видал и нарисованная выше картина—воображаемая.

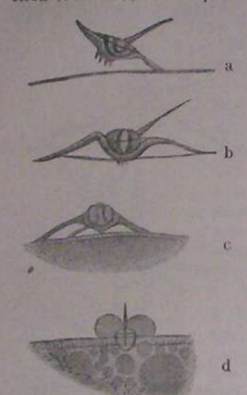



Рис. 42. a, b—проникновение в яйцо спермия Inachus scorpio; спермий краба Herbstia condiliata под непрерывным наблюдением в микроскоп уселся на поверхность яйца (c), после чего произошел взрыв капсулы, и головка с отростками была вогнана в яйцо (d).

Нетрудно получить такие препараты, где поверхность яйца в плоскости фокуса микроскопа представляется густо усаженной спермиями, причем значительная часть последних наставлена нормально. Нужен только специфический раздражитель, чтобы капсула была взорвана, а головка проникала в яйцо. Но, конечно, для того чтобы направить на спермий специфический раздражитель, яйцо должно быть зрелым и готовым к оплодотворению, а это так трудно обеспечить при искусственном оплодотворении. Однако, если бы даже это условие и имелось налицо, то в результате из многочисленных спермиев, сидящих на яйце, в него мог бы проникнуть только один, после чего, как это бывает в большинстве случаев, доступ остальным спермиям должен быть прекращен так или иначе. Таким образом, при самых благоприятных условиях только случай может предоставить возможность наблюдать процесс оплодотворения. Эта возможность представится нам особенно мало вероятной, если мы примем в соображение трудности наблюдения: громадную величину яйца в сравнении с размерами спермиев, которые требуют крупных увеличений, совершенную непрозрачность яиц, благодаря чему нет возможности наблюдать то, что происходит внутри от оболочки, наконец, необходимость поддерживать довольно сильные токи воды, чтобы спермии насаживались на поверхность яйца,—необходимость, которая не позволяет ограничиться впусканием лишь небольшого количества спермиев.

Тем не менее в немногих случаях мне удавалось видеть, как спермии, нормально насаженные на поверхность яйца, взрывают и проникают сквозь оболочку яйца, именно у трех



видов: Herbstia condyliata, Dromia vulgaris, Paguristes maculatus. На рис. 42 *c* и *d* я изображаю ту картину, которую наблюдал у Herbstia. Капсула нормально насаженного спермия взорвалась на моих глазах, и ядро, или по крайней мере значительная часть ядра, проникло в яйцо, хотя вследствие обилия непрозрачных желточных зерен кнутри от оболочки яйца ничего разглядеть не удается. Взорванная капсула с выкинутым центральным тельцем осталась некоторое время прилипшей к поверхности яйца, но затем отвалилась. То же самое я видел и у двух других видов, но я не могу привести никаких доказательств, что хотя бы в одном из этих трех случаев я наблюдал действительно процесс оплодотворения.

Естественно, что спермии, сидящие на поверхности яйца в морской воде, нередко взрываются и прыгают. Помимо присутствия яйца, благодаря механически раздражающим спермии токам воды, здесь даны условия для взрыва капсулы. И последние взрываются то нормально, то ненормально у наставленных самыми различными способами спермиев. Иногда удается при этом получить условия, особенно удобные для наблюдения. Яйца Decapoda покрыты тонкой исчерченной оболочкой, которая при тех или иных условиях вздувается пузырем и отстает от желтка. Сначала я думал, что это—оболочка, которая возникает в момент оплодотворения, как у морского ежа; оказалось, однако, что она имеется налицо и у несомненно незрелых яиц, равно как в отсутствии спермиев. Вероятно, она отслаивается от желтка при ослаблении внутреннего тургора, как при плазмолизе, и мы знаем в настоящее время, что соответствующее явление действительно происходит при всяком оплодотворении; в таком случае уже отслаивания оболочки достаточно, чтобы прекратить доступ спермиев к яйцу, и это действительно, может быть, происходит после проникновения в яйцо одного спермия, но, несомненно, происходит также и у неоплодотворенных и даже незрелых яиц. Любопытно наблюдать, как взрывают спермии Pagurus, усевшиеся на отслоившейся и вздутой пузырем оболочке, причем ясно видно, что́ делается по обе стороны этой оболочки. Если спермии наставлены правильно, то при нормальном взрыве капсулы головка более или менее проникает сквозь оболочку яйца, а при сверхнормальном взрыве спермий обыкновенно отскакивает. Наряду с правильно наставленными спермиями встречаются такие, которые приткнулись к оболочке острием капсулы; случается, что сквозь оболочку проникает целиком невзорванная капсула. При такой ориентировке спермия после нормального взрыва капсулы последняя вывертывается кнутри от оболочки, но не в состоянии втянуть за собой через оболочку яйца головку с отростками, так как головка при этом стремится отпрыгнуть от яйца, что не удается

только благодаря зацепившейся капсуле. При таких условиях понятно, что сверхнормальный взрыв капсулы происходит редко, но если он происходит кнутри от оболочки яйца, то при этом сквозь оболочку протискивается и значительная часть головки, более или менее сильно изуродованная, как при всяком сверхнормальном взрыве[1].

## 5. Функция отдельных органов спермия

В заключение настоящей главы и на основании вышеизложенных фактов и соображений я попытаюсь определить целесообразное назначение отдельных частей спермия Decapoda. Здесь я уже не буду делать тех оговорок относительно достоверности моих соображений, которые были необходимы в своем месте, в тексте.

Головка спермия, равно как головные отростки s. cephalacantha, содержит ядро

[1] Ф. Блох в своей указанной в примеч. к стр. 63 монографии описывает процесс проникновения спермия рака-отшельника Diogenes pugilator внутрь зрелого яйца и дальнейшие стадии процесса оплодотворения. Оказывается, что вопреки развитым мною тридцать лет назад предположениям спермий проникает через оболочку яйца капсулой вперед, причем эта капсула очень медленно—в течение 5 минут—выворачивается максимально (или «сверхнормально», как я выражаюсь), причем головка охватывается вывернутой капсулой. Правда, такой способ проникновения на живом объекте только один раз наблюдался автором с начала до конца, но вывернутые до различной степени спермии Ф. Блох наблюдала неоднократно как в зрелых, так и в незрелых яйцах. Ее попытки увидеть этот процесс у других видов Decapoda не дали никаких результатов, подобно попыткам всех ее предшественников.

Мне не пришлось самому наблюдать спермии Diogenes pugilator, и, судя по описанию Ф. Блох, эти спермии существенно отличаются от знакомых мне спермиев Pagurus и Eupagurus в том отношении, что они обладают очень короткой, более или менее шаровидной головкой, размеры которой во много раз меньше огромной по сравнению с другими видами капсулой. Поэтому при полном вывертывании капсулы головка может оставаться неповрежденной в противоположность спермиям других исследованных мной видов раков-отшельников. Притом же шейные отростки у спермиев Diogenes на рисунках Ф. Блох изображены изогнутыми в сторону капсулы, а не идут по сторонам ядра почти параллельно ему, как у Paguridae, Homarus, Galáthea, Munida. Поэтому мне представляется возможным, что тот способ проникновения спермия в яйцо, который описывает Ф. Блох для Diogenes pugilator, если только описанный ею процесс действительно соответствует нормальному способу проникновения спермия Diogenes, является особенностью именно этого вида и стоит в связи с исключительными морфологическими особенностями этого спермия. И я еще не считаю себя вправе снять высказанную мною тридцать лет назад гипотезу, что наблюдавшиеся мною спермии десятиногих раков должны проникать в яйцо головкой вперед в результате толчка от взрывающейся сзади капсулы. Думаю, что не придется ждать еще 30 лет для окончательной проверки этой гипотезы. (*Примечание автора к наст. изданию.*)



и прежде всего неразличимые при условиях микроскопического изучения хромосомы, являющиеся согласно общераспространенному воззрению носителями наследственных свойств; при процессе оплодотворения головка целиком вводится в яйцо.

Формативные нити головки определяют ее форму, по большей части штопорообразную с острыми краями, которые прорезают в яйце путь для головки.

*Шейка* содержит проксимальное центральное тельце, которое по Бовери необходимо для процесса оплодотворения и является родоначальником для всех центральных телец зародыша. Шейка вводится в яйцо вместе с головкой.

*Шейные отростки* s. istmacantha, равно как головные отростки s. cephalacantha, имеют своей функцией наставить спермии на поверхности яйца перед взрывом капсулы. При оплодотворении головные отростки должны проникнуть в яйцо, шейные же могут остаться снаружи.

*Хвостовая капсула* является органом движения, содержащим в своем взрывчатом веществе значительный запас энергии, которая освобождается при взрыве капсулы, влекущем за собой прыжок спермия. После взрыва капсула уже не нужна для процесса оплодотворения и может, оставшись снаружи от яйцевой оболочки, отвалиться.

*Переднее кольцо дистального центрального тельца* там, где оно развито (Galathea), служит границей между шейкой и капсулой, по которой последняя отваливается.

*Задний отдел дистального центрального тельца*, способный развертываться и содержащий некоторый запас эластической энергии, играет направляющую роль при взрыве капсулы, обеспечивая нормальный характер последнего. Эта часть центрального тельца после взрыва капсулы не нужна и отваливается вместе с капсулой.

## Глава 4

# ЗАКЛЮЧЕНИЕ

### 1. Вступительные замечания

В трех предыдущих главах мы рассмотрели спермии Decapoda с различных точек зрения, и если некоторые из возможных точек зрения, как биохимическая или точка зрения физиологии развития, не были затронуты, то в этом направлении вряд ли и возможно было бы добиться каких-либо результатов. Таким образом, получилась цитологическая монография, связанная единством объекта. Но при изучении этого объекта мы натолкнулись на некоторые факты и соображения общего характера, которые могут иметь значение не только для этого, но и для других родов клеток. Таким фактом является прежде всего открытие в спермиях Decapoda эластических скелетных волокон, которыми обусловливается сложная форма этих клеток. Возникает вопрос, нельзя ли и в других животных клетках, имеющих определенную форму, открыть твердые формативные структуры?[1]

[1] Мысль, что во всех тех случаях, когда клетка имеет определенную нешарообразную форму, причина этой формы лежит в твердых структурах, представляется настолько естественной и столь ясно вытекающей из определения твердого вещества, что могло бы казаться излишним на ней останавливаться. В настоящее время, однако, эта мысль далеко не пользуется общим признанием. Не было бы удивительно, если бы чистые морфологи обходили молчанием вопрос об аггрегатном состоянии протоплазмы клеток, имеющих определенную форму, но, несомненно, странным кажется то обстоятельство, что этот пункт не обратил на себя внимания со стороны такого ученого, как Гамбургер, который в своем трехтомном сочинении, посвященном физической химии клетки, считает возможным описывать протоплазму исключительно как жидкость, гидросол. В первых главах своей работы Гамбургер еще признает в клетке наряду с жидкими составными частями и твердую строму и даже вычисляет из своих экспериментов, какой объем должна иметь строма кровяных телец (т. I, стр. 337—359). Но позднее, говоря о сперматозоидах (т. I, стр. 4, примеч.), автор разъясняет, что под стромой он подразумевает только объем взвешенных (растворенных?) в протоплазматической жидкости коллоидальных частиц и что к этому объему и следует относить данные им цифры. Гамбургер готов итти вслед за Гарди (Hardy, 1900) и признать, что в клетке «при жизни нет действительно никакого скелета» и что «протоплазма образует при жизни гомогенную бесструктурную массу», а если микроскоп открывает нам здесь сетчатые, ячеистые и другие структуры, то это или посмертные структуры или результат фиксации. И это пишет ученый, глубже большинства других проникающий в физико-химическую сторону жизненных явлений клетки, пишет в главе о спермиях, причудливая форма которых должна прямо наталкивать на мысль об участии твердых образований в строении клетки. В другом месте (т. III, стр. 65) он выражается еще определеннее: «никогда в живой протоплазме дело не доходит до выпадения или затвердения». Однако самые цифры, которые получает Гамбургер в своих экспериментах, свидетельствуют о том, что в спермиях, как в эритроцитах и мускульных клетках, имеется твердый скелет, который оказывает сопротивление изменению формы и объема. Дело в том, что в гипертонических растворах эти клетки сокращаются в объеме далеко не в той степени, как следовало бы ожидать, допустив, что они представляют собой капельки жидкости, одетые полупроницаемой, не представляющей сопротивления перепонкой. Так, автор вычисляет, что при последнем допущении сперматозоиды, перенесенные из 0,6% NaCl в 0,9% NaCl, должны были бы сократиться в объеме на 50%, а на самом деле они сокращаются только на 10%. Гамбургер объясняет это несоответствие тем, что свыше 70% общего объема тела занято коллоидальными частицами, объем которых от осмотического давления не изменяется. Автор далек от мысли, что эти коллоидальные частицы слагаются в твердый скелет, эластичность которого препятствует как сокращению, так и увеличению объема клетки в зависимости от осмотического давления; но при таком допущении нам станет понятным, почему сперматозоиды, перенесенные из 0,6% NaCl в 0,9% NaCl, сокращаются в объеме на 10%, а не на 50%, как сократились бы они, не обладая твердым скелетом. Однако Гамбургер не останавливался на этих замечаниях, и если исключить ряд интересных статей Мевеса (Meves, 1904), появившихся после моего предварительного сообщения (Biol. Centralbl., 1903), мне не известно ни одной работы, в которой обстоятельно разбирается зависимость формы клетки от ее твердого скелета.



Мы видели далее, что твердые формативные образования не только придают определенную форму неподвижным спермиям, но являются также механизмами, которые переводят неупорядоченное движение (например разбухание взрывчатого вещества) в упорядоченное (выворачивание капсулы и прыжок спермия). *Нельзя ли и в других случаях, когда мы имеем перед собой упорядоченные, оформленные движения клеток, как мерцательное или мускульное, вывести их из неупорядоченного амебообразного движения, которое видоизменяется твердым механизмом?* Роль центральных телец и митохондриев в жизни клетки до сих пор является в высокой степени загадочной. Мы пытались показать, что в спермиях Decapoda эти образования являются твердыми, эластическими: из них строится скелет спермия и механизмы некоторых упорядоченных движений. *Нельзя ли такому толкованию центральных телец и митохондриев как формативных органов придать более общее значение?* Все эти вопросы вытекают непосредственно из моих исследований, изложенных на предыдущих страницах, и потому я считаю себя вправе посвятить им особую главу, которая явится действительным заключением моей работы. Совокупность этих вопросов обнимает существенную часть проблемы об организации клетки, чем оправдывается подзаголовок к настоящей работе.

### 2. О форме клеток и об определяющих ее твердых структурах

Существует обширная группа клеток, которые мы с полным правом можем назвать лишенными формы. Это—«меняющие

вид» амебы и амебообразные клетки. Они ведут себя так, как капельки жидкости, и мы не имеем оснований подозревать присутствие в их протоплазме каких-либо твердых формативных структур (ядро мы оставляем пока в стороне). Движение этих клеток—типичное неупорядоченное движение, для развития которого каких-либо твердых механизмов не требуется. Амебообразные клетки чрезвычайно распространены в животном и растительном царстве, их разделяют обыкновенно на три главных группы: амебообразные одноклеточные организмы, форменные элементы крови и лимфы и амебообразные споры или вообще воспроизводительные клетки. Не может быть, однако, сомнения, что в пределах каждой из этих групп встречаются клетки и организмы, коренным образом отличающиеся друг от друга и сходные между собой только в одном случайном признаке,— это клетки, лишенные твердого скелета и обладающие подвижностью.

Есть, впрочем, еще один род клеток, в котором мы не имеем основания отыскивать твердый скелет, хотя это еще и не значит, что его здесь действительно нет: это шарообразные неподвижные клетки, форма которых есть, может быть, исключительно форма жидких капель. Такими являются прежде всего яйцевые клетки и яйца; последние, правда, в большинстве случаев бывают окружены твердыми оболочками, но эти оболочки имеют, очевидно, не столько формативное, сколько защитное значение: можно освободить осторожно такое яйцо из оболочки, и при подходящих внешних условиях оно останется шарообразным.

Когда яйцо начинает развиваться и дробиться, то бластомеры оказываются обладающими определенной формой. Но и эта форма зависит не от твердых формативных образований, а от давления одних клеток на другие; исключительно от такого же давления определяется форма клеток эпителиальных зачатковых листков: если разделить бластомеры морского ежа друг от друга по Гербсту морской водой, лишенной кальция, то свободные бластомеры примут шарообразную форму жидких капель. Отсюда, однако, еще нельзя выводить, что все эпителиальные клетки лишены скелета и что форма их зависит исключительно от давления: ниже мы увидим пример обратного.

* * *

Простейшим примером свободных клеток, имеющих определенную форму, могут служить красные кровяные тельца позвоночных. Как известно, эти тельца имеют форму овальных или круглых дисков, более или менее плоских, часто с заметным возвышением посредине, которое отделено с обеих поверхностей кольцевой бороздкой от вздутого краевого кольца. В своем кратком предварительном сообщении я высказал убеждение,



что эта форма легко объяснима[1], если мы примем за твердый скелет те кольцевые обручи, которые были описаны Мевесом для амфибий[2]. Позднее Мевес[3] подробнее занялся этим вопросом и весьма остроумно доказал, что форма красных кровяных телец действительно разъясняется при допущении, что это—капля жидкости, которая опоясана твердым овальным кольцом и внутри которой помещается твердое зерно—ядро. Мевес обнаружил присутствие краевого обруча вокруг красного кровяного тельца саламандры—прежде всего при помощи метода окраски, причем оказалось, что этот обруч состоит из целого пучка кольцевых нитей или же из одной нити, свернутой в спираль с многочисленными оборотами (рис. 43 *a*). Но еще яснее обнаруживается краевой обруч при действии 3% раствора поваренной соли, которое вызывает сокращение жидкой протоплазмы, распадающейся на несколько повисающих на свободном обруче капель. В других случаях при подобном сокращении протоплазматического тела краевой обруч остается прилипшим к протоплазме и складывается в складки (*c* и *d*). По миновании причины, вызвавшей сокращение протоплазмы, складки обруча могут расправиться, и он возвращается к своему нормальному состоянию (рис. 43 *c*, восстановившаяся форма намечена пунктиром), или деформация остается, как на рис. 43 *d*.

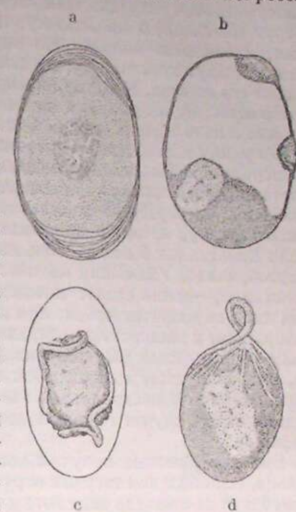



Рис. 43. Красные кровяные тельца саламандры по Мевесу.

В верхнем ряду слева (a) мацерированный распавшийся на волоконца обруч; справа (b)—типичный плазмолиз: протоплазма отстала от скелетного обруча и повисла в виде трех капель. В нижнем ряду—два других случая плазмолиза (c и d), сокращающаяся протоплазма увлекает за собой обруч, который складывается в складки.

[1] N. Koltzoff, Über formbestimmende elastische Gebilde in Zellen, Biolog. Centr., 1903.

[2] F. Meves, Zur Structur der roten Blutkörperchen bei Amphibien und Säugethieren, Anat. Anz., Bd. 23, 1903.

[3] F. Meves, Die Hünefeld-Hensenschen Bilder der roten Blutkörperchen der Amphibien, Anat. Anz., Bd. 24, 1904.

Нетрудно приготовить модель красного кровяного тельца амфибий, и я полагаю, ее готовил всякий, кому приходилось работать в химической лаборатории. При качественном анализе употребляются нередко так наз. окрашиваемые зеркальца. *Берут платиновую проволочку*, конец которой загибают, скажем, в овальное колечко. На приготовленную таким образом рамку кладут кристалл буры с испытуемым веществом и растопляют его на огне. Кристалл превращается в жидкую капельку, которая виснет на рамке, а по охлаждении отвердевает. Конечно, для нашей модели можно было бы вместо этого просто пускать в рамку каплю жидкости, которая также повисла бы и точно передавала бы взаимоотношение между скелетом и жидкой протоплазмой в живых кровяных тельцах,—но благодаря последующему затвердению расплавленной буры удобнее рассматривать форму, которую принимает нависшая на рамке капля. Если кристаллик был взят большой, то капля получится почти шарообразная. Уменьшим количество жидкости (т. е. величину кристалла)—капля станет площе; уменьшим еще более—получим диск со вздутым краем; при дальнейшем уменьшении диск разорвется, и жидкость распределится тонким слоем по скелетному обручу. Если мы, получив форму диска со вздутым краем, бросим в нашу каплю небольшое зернышко, то последнее расположится в центре диска, где получится утолщение; у нас будет в таком случае точная модель красного кровяного тельца амфибий.

Еще совершеннее получим мы модель красного кровяного тельца, если наденем твердый обруч на искусственную клеточку Траубе; если в начале опыта эта клеточка имеет вид растянутого внутри обруча диска, то при раздувании она примет форму шара, как красное кровяное тельце при понижении осмотического давления.

* * *

Кроме красных кровяных телец, свободными клетками с определенной внешней формой у многоклеточных животных являются только спермии, изучение которых дает много любопытного по вопросу о происхождении формы; но так как эти клетки подвижные, то мы будем рассматривать их в следующем отделе, а теперь обратимся к объяснению формы некоторых одноклеточных организмов, но опять оставим в стороне механизмы их упорядоченных движений. Особенной сложностью, иногда причудливостью внешней формы отличаются инфузории. Причину этой формы видят обыкновенно в тончайшей оболочке, так наз. пелликуле (Бючли). Теоретически, конечно, вполне возможно представить себе, что здесь жидкая протоплазма действительно сдерживается плотным однородным футляром, непрерыв-



ность которого нарушается только в месте ротового отверстия. Однако факт существования такой однородной твердой оболочки не всегда может считаться доказанным: ведь и несомненно голые амебообразные клетки, равно как вакуоли в протоплазме, кажутся одетыми особой оболочкой, на самом деле не существующей. Но что не подлежит сомнению, это присутствие в поверхностном слое протоплазмы инфузорий твердых волокнистых образований. У большинства инфузорий мы без затруднения можем рассмотреть эти нити, расположенные в правильном, характерном для каждого вида порядке, то образуя спирали, то перекрещиваясь между собой, соединяясь, может быть, в сети. И если мы допустим, что эти нити состоят из твердого эластического вещества, то присутствие такого скелета в поверхностном слое прилипающей к нему жидкой протоплазмы вполне объяснит нам, почему здесь жидкая протоплазма получает определенную форму, которая может измениться от давления или при движении, но немедленно восстанавливается благодаря эластичности скелета. С механической точки зрения не требуется, чтобы промежутки между скелетными нитями были также затянуты твердой оболочкой, и я не вижу необходимости считать видимые нити лишь за гребневидные выступы твердой пелликулы, хотя в том или ином случае такое представление и может оказаться правильным. Возможно далее, что в том или ином случае видимые нити и сети скелета сведутся к ячеистым структурам, но с механической точки зрения, повторяю, они действуют как настоящие нити.

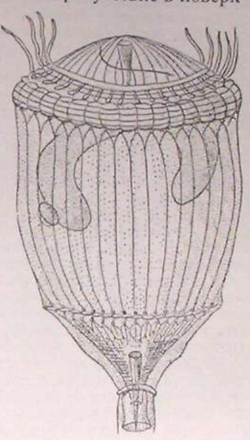


Рис. 44. Скелет Epistylis umbellaria по Энтцу.

Особенное внимание издавна обращали на себя различные волокна и спирали у сувоек (Vorticellidae), которые описывались многочисленными исследователями. Наиболее тщательное описание принадлежит Энтцу (E n t z G e z a, Die elastischen und contractilen Elemente der Vorticellinen, Mathem. und naturwiss. Berichte aus Ungarn, Bd. 10, 1893). Автор называет описанные им у сувоек волокна «мионемами», но и сам он вместе с Коном, Мечниковым и др. считает их эластическими, а не мускульными волокнами. Под пелликулой, которую автор считает твердой сплошной оболочкой, обладающей особой структурой, лежат четыре слоя таких эластических волокон: два наружных (кольцевой и продольный) и два внутренних (также кольцевой и продольный). Волокна наружных слоев зна-

чительно тоньше, менее ясно заметны и не участвуют в диференцировке тела сувойки на отделы; кольцевой слой выражен одним спиральным волокном с многочисленными тесно сближенными оборотами; перпендикулярно последним идут многочисленные продольные (меридиональные) волокна подлежащего слоя. Все резко выдающиеся особенности внешней формы сувоек определяются, повидимому, эластическими волокнами двух внутренних слоев, из которых продольный, более глубокий слой представляется немногими (24—32) меридиональными обручами, а кольцевой слой—не сплошная спираль, а несколько разобщенных друг от друга спиралей, расположенных лишь в известных кольцевых складках. Форма воронкообразного нижнего конца Epistylis umbellaria (рис. 44) определяется: во-первых, системой продольных волокон, сходящихся в стебельке в одно толстое эластическое волокно—спазмонему (см. ниже, стр. 187—189), во-вторых, несколькими оборотами спирального волокна. Описываемая воронка отделяется от среднего бочонкообразного отдела кольцевым валиком, несущим реснички, и мы ясно видим, какому твердому образованию обязан своей формой этот валик: толстому кольцевому волокну, по Энтцу скрученному из двух оборотов спирали. В бочонкообразном среднем отделе мы видим только толстые меридиональные обручи—волокна, и лишь в выдающемся перистомальном крае встречаем снова кольца спирали, причем согласно Энтцу число этих колец у всех Vorticellinae одинаково—восемь (на рисунке перистомальный валик представлен отчасти втянутым, а потому видны только четыре кольца этой серии). Наконец, перистомальный кружок, который втягивается внутрь при свертывании перистома и представляется более или менее плоским, поддерживается, во-первых, плоской спиралью, начинающейся в центре кружка и описывающей по краю его у Epistylis четыре, у других форм два кольцевых оборота, а во-вторых—концами меридиональных обручей, которые все сходятся к центру и образуют здесь идущий внутрь тела пучок.

Меридиональные волокна в разных отделах—в воронке, под перистомальным краем, в центре кружка—часто расщепляются на ветви, которые могут сливаться между собой; таким образом, вместе они образуют тесно связанный остов. Но между кольцевыми и меридиональными волокнами слития по Энтцу не замечается, хотя устанавливается определенная связь, не препятствующая подвижности: в области нижнего кольцевого обруча и верхнего перистомального края меридиональные обручи образуют петли, в которых покоятся поперечные кольца. Благодаря этим «сочленениям» скелет сувойки оказывается особенно подвижным; но как бы ни изменялась форма сувойки, она постоянно возвращается к прежней, т. е. к естественному состоянию эластического скелета.

Описывая строение скелета сувоек, я точно следовал описанию Энтца, но я позволил себе везде заменять употребляемый автором термин «мионемы» термином «эластические волокна». Я полагаю, что мой термин соответствует точнее и взглядам самого Энтца, хотя воззрения последнего и не вполне ясны: настаивая на том, что мионемы не что иное, как эластические волокна, Энтц нередко говорит и об их «сократимости» (см. ниже, стр. 189).

* * *

Что касается несвободных тканевых клеток высших животных, то вопрос относительно соединительной ткани может считаться решенным. Не говоря о хрящевом и костном межклеточных веществах, волокна, коллагеновые и эластинные, всегда считались твердыми и определяющими форму если не клеток, то ткани. В настоящее время большинство фактов свидетельствует в пользу того воззрения, что по происхождению своему эти волокна принадлежат не межклеточному веществу, а самим клеткам. Когда мы читаем у Гарднера (1897), как в протоплазматических отростках закладываются ряды зерен, которые позднее сливаются в эластинные волокна, приходит на ум та картина, которую я описываю здесь при развитии формативных волокон в спермиях Eupagurus. Соединительнотканные клетки у зародыша соединяются между собой протоплазматическими отростками, жидкими, а потому меняющими свою форму; когда же в них закладываются твердые нити, эти связывающие мостики становятся постоянными, как ясно в ретикулярной соединительной ткани.



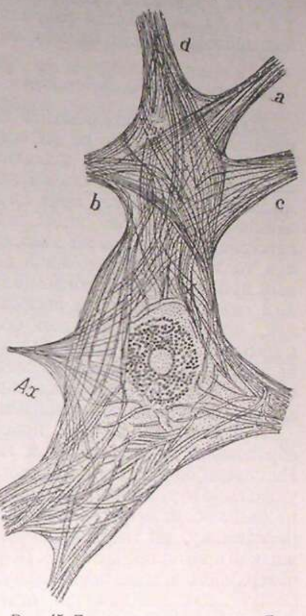


Рис. 45. Ганглиозная клетка по Бете.

* * *

Вряд ли возможно сомневаться, что нервные клетки и нервы обладают твердым скелетом. Чтобы в животном организме могли существовать одновременно тысячи и миллионы начинающихся и заканчивающихся в определенных пунктах изолированных жидких нервных нитей, представляется совершенно невероятным. Нельзя приписывать форму нервов твердым оболочкам—миелиновой и шванновской, так как последние могут отсутствовать. Несомненно, что каждый осевой цилиндр, каждый отросток нервной клетки обладает твердым скелетом. И мне кажется, мы вряд ли ошибемся, если за формативные образования в нервах примем так называемые нервные фибрилли Апати и Бете. Если мы взглянем на рис. 45, нам станет ясным, что присутствия этих твердых фибриллей совершенно достаточно, чтобы определить форму нервной клетки с ее разветвлениями,—и расположены фибрилли таким образом и в таком количестве, что в них естественно видеть формативные образования. Фиб-

рилли считают часто проводниками нервного тока, и само собой разумеется, что это может быть и на самом деле их основной функцией, а формативная функция окажется лишь сопровождающей. В таком случае при построении теорий нервного тока следует принимать в соображение, что он распространяется по **твердым** проводам-фибриллям, или по крайней мере, что эти проводы состоят из нейрожела.

* * *

Переходя к эпителиальной ткани, мы прежде всего должны признать, что далеко не все особенности ее клеток могут быть выведены из взаимного давления одних клеток на другие, как вероятно для ранних стадий развития эпителия зародышевых листков. Таким путем вряд ли может быть объяснено чрезвычайное разнообразие родов эпителия и в особенности присутствие в одном и том же эпителиальном слое клеток различной и в то же время постоянной формы. Но особенно убедительным признаком того, что эпителиальные клетки обладают твердым скелетом, является растяжимость эпителиальных пластинок, причем, изменив свою форму, пластинки возвращаются к прежней. Правда, можно было бы приписать эту эластичность не эпителию, а подлежащей соединительной ткани. Но без собственного твердого скелета возвращение к прежней форме каждой отдельной эпителиальной клетки вряд ли было бы обеспечено.

В некоторых случаях присутствие твердых формативных образований в эпителиальных клетках нам уже давно известно. Не говоря об эмалевом или роговом перерождении, мы можем указать на кутикулярные оторочки многих эпителиев, состоящие, несомненно, из твердого вещества. В эндотелии клетки состоят, повидимому, из твердой покровной пластинки и подлежащей жидкой протоплазмы с ядром (Kolossoff, 1893). Вообще наружная поверхность всегда, повидимому, укреплена скелетом; к скелету следует, как мне кажется, отнести так наз. склеивающие пластинки (Kittleisten немецких авторов), окрашивающиеся ярко гейденгайновским гематоксилином. Вместе эти пластинки образуют на поверхности эпителия твердую, прочную, хотя и растяжимую решетку, в петли которой вставлены верхушки клеток. Клетки могут состоять исключительно из жидкой протоплазмы, и все-таки верхушка каждой при известных осмотических условиях (при внутреннем тургоре средней высоты) будет плоско натянута на твердой рамке с заостренными углами; при повышенном тургоре верхушка клетки будет выпукло выдаваться наружу, при пониженном окажется вогнутой; все эти случаи действительно наблюдаются, например, в слизистых клетках кишечного канала.



Между эпителиальными клетками часто наблюдаются межклеточные канальцы, которые имеют определенное положение и постоянны. Такие межклеточные канальцы не могли бы существовать, если бы не обладали собственным скелетом. Циммерман (Zimmermann, 1898) описал в них образования, которым мы можем приписать формоопределяющую роль. Он нашел, что в месте соприкосновения двух или трех клеток, образующих межклеточный канал, стало быть, по заостренным ребрам клеток, образуются полоски, ярко окрашивающиеся гематоксилином по Гейденгайну и составляющие продолжения Kittleisten. Мне кажется, что заостренность углов клеток в этом пункте всего естественнее объяснить тем, что описанные Циммерманом полоски суть твердые волокна. Уже одного такого волокна при некотором изменении прилегающих протоплазматических стенок достаточно для того, чтобы наметилось постоянное определенное направление для течения межклеточного лимфатического сока. Для того чтобы канал имел определенную форму, нужно по меньшей мере два формативных волокна, как это действительно обыкновенно наблюдается. Но, конечно, крупные каналы будут прочнее при большем числе скелетных волокон. В особенно крупных каналах между гигантскими эпителиальными клетками железистой мантийной пластинки Pteropoda (подробнее об этих клетках см. ниже) я находил по три и более формативных волокон (рис. 46, *can*, *kl*).

На внутренней поверхности эпителиальных клеток формативных рамок, насколько известно, описано не было. Но мы замечаем здесь обыкновенно те или иные приспособления к тому, чтобы эпителиальная пластинка прочно соединялась с подлежащей соединительной тканью и следовала бы за нею при изменениях формы. У вышеупомянутых гигантских клеток Pteropoda это скрепление выражается в виде ярко окрашивающихся гейденгайновским гематоксилином волокон, которые начинаются внутри эпителиальной клетки, идут к ее внутренней поверхности и разветвляются на ней, как корни, в месте соприкосновения этой эпителиальной клетки с разветвлениями подлежащей соединительнотканной клетки (рис. 46, *Sf*). Трудно решить, которой из двух клеток принадлежат описанные, очевидно, твердые скрепляющие волокна, но вероятнее—эпителиальной, так как иначе было бы непонятно, как они заходят внутрь эпителиальной клетки.

К скелету эпителиальных клеток следует, как мне кажется, отнести также и те внутриклеточные волокна в глубоких слоях эпителия кожи млекопитающих, на которые обратил особенное внимание Флемминг и которые переходят из одной клетки в другую. Если мы допустим, что это эластические и растяжимые волокна, и примем во внимание описанные выше поверхностные

формативные элементы, то нам станет понятным, что эпителиальная пластинка может растягиваться и снова возвращаться к прежней форме.

В некоторых случаях твердый скелет принимает в эпителиальных клетках форму ячеистых структур. Среди удивительно разнообразного эпителия мантийного органа Pteropoda мы замечаем сильно растяжимые тонкие пластинки мерцательных

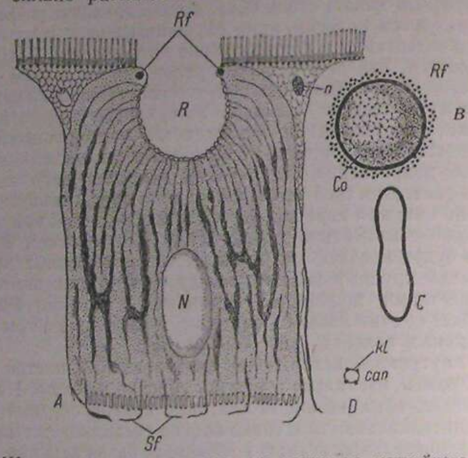



Рис. 46. Железистая и две мерцательных клетки из мантийного органа Hyalea.

N—ядро железистой клетки; n—ядро мерцательной клетки; Sf—опорные волокна; R—резервуар; Rf—кольцевое волокно отверстия резервуара. B—вид резервуара сверху; снаружи от кольцевого волокна видны основания ресничек, внутри—скелетная решетка, в петлях которой отверстия внутриклеточных каналов (Co). C—форма кольцевого волокна при сомкнутом на половину отверстии. D—поперечный разрез межклеточного канала (Can); kl—опорные волокна.

клеток. В этих клетках микроскоп открывает нам ячеистые структуры, поразительно резкие и ярко окрашивающиеся; как весьма поучительный объект они обратили на себя особенное внимание проф. Бючли, в лаборатории которого я работал над гистологией мантийного органа крылоногих. В соседних отделах того же органа мы встречаем в мерцательных клетках также весьма ясные ячеистые структуры, но ячеи обозначены здесь далеко не так резко, как в указанных выше клетках. И мне кажется вероятным, что в последнем случае стенки ячей отвердели и образуют скелет, между тем как в других случаях эти стенки жидкие, почему они и не обрисовываются столь же резко.



Как интересный пример сложного внутриклеточного скелета, я опишу строение тех гигантских железистых клеток Pteropoda, о которых я упоминал выше. Железисто-мерцательный мантийный орган Pteropoda Thecosomata представляет собой пластинку одно- или двурядного эпителия, которая разделена на несколько полей, причем каждое поле характеризуется клетками особого рода. В тех полях, где эпителий двурядный, гигантские железистые клетки чередуются с мерцательными клетками; последние состоят из тонких покрытых ресничками пластинок, прикрывающих значительную часть поверхности железистых клеток и сидящих на длинной тонкой ножке, которая проходит между железистыми клетками до внутренней поверхности эпителия. Особенно сложно построены железистые клетки на известных полях у Hyalea и Cleodora Geg., где каждая железистая клетка достигает громадной величины и на свободной поверхности снабжена двумя или несколькими отверстиями, которые окружены пластинками мерцательных клеток (рис. 46). Между железистыми клетками имеются каналы (*Can*), которые поддерживаются формативными волокнами (*KL*); снизу выходят разветвляющиеся по внутренней поверхности скрепляющие волокна (*Sf*). Но главная часть скелета помещается внутри клетки и вокруг отверстий. Вся клетка пронизана сложной системой внутриклеточных каналов, которые заполняются слизью, великолепно окрашивающейся муцикармином по П. Майеру. Эти внутриклеточные каналы, повидимому, постоянны, и стенки их поддерживаются твердым скелетом. Красивые кар и ы получаются при окраске тионином или толуидинблау по Гойеру: бесструктурное (или зернистое) содержимое каналов—муцин—окрашивается в розовый цвет, а простенки—в великолепный синий. Эти простенки имеют сложную структуру, которая представляется сетчатой. Промежутки между петлями окрашиваются слабо, как красится в других клетках цитоплазма—вероятно, это и есть протоплазма клеточного тела, функцией которой служит приготовление муцина, а нити, составляющие самую сеть и окрашивающиеся чрезвычайно интенсивно, должны быть признаны за скелетные твердые волокна. По отношению к тионину и гейденгайновскому гематоксилину эти волокна сходны с твердыми скелетными волокнами красных кровяных телец амфибий по описанию Мевеса (Meves, 1904). Кроме красочных реакций, кроме необходимости отыскать скелетные элементы, которые поддерживают внутриклеточные каналы, я имею прямое свидетельство, что окрашивающиеся тионином простенки между железистыми каналами содержат твердое вещество: в поляризованном свете они оказываются анизотропными! При рассматривании живых клеток в неполяризованном свете внутренняя структура их едва намечается; при перекрещенных николях скелетные балки вырисовываются ярко блестящими на черном фоне.

Вышеуказанные отверстия клеток ведут в довольно глубокие ямки, которые я называю резервуарами (*R*). Отверстия эти обыкновенно широко зияют, но могут и замыкаться, собираясь в неправильные складки. По краю отверстия идет толстое кольцевое волокно, резко окрашивающееся гематоксилином по Гейденгайну (*Rf*). Мне представляется, что это волокно—твердое и стремится поддерживать отверстие зияющим; когда отверстие,—вероятно, благодаря активному сокращению жидкой протоплазмы,—замыкается, скелетное кольцо складывается в складки и снова развертывается по миновании действующей силы (ср. рис. *B* и *C*). Дно резервуара также поддерживается особым скелетом—решеткой из толстых окрашивающихся гейденгайновским гематоксилином волокон; к этой решетке примыкают и, кажется, сливаются с нею утолщенные концы внутриклеточных балок, а отверстия решетки (*Co*) соответствуют железистым каналам.

Я описываю здесь и изображаю на рисунке только наиболее существенные части сложного скелета этих любопытных клеток: многие из подмеченных мной особенностей структуры мне еще самому неясны, другие стоят

в связи с железистой функцией клеток. Подробное изложение моих наблюдений над ними я оставляю до другого раза.

* * *

Ядро клетки бывает шарообразным; иногда ему приписывается способность к амебовидным движениям, но в некоторых случаях оно обладает определенной формой. Присутствие особой ядерной оболочки, в которой мы могли бы видеть причину формы ядра, большинством исследователей отрицается. Но часто описывается, что именно на поверхности ядра скопляется лининовая сеть вместе с хроматиновыми зернышками или нитями хроматина.

Любопытные структуры в удлиненных ядрах мускульных клеток описывает Мюнх[1]. Каждое ядро оказывается по его описанию обвернутым толстой спиральной нитью, состоящей по утверждению автора из хроматина. Если мы примем, что эта нить твердая, то нам нет необходимости отыскивать каких-либо других скелетных образований для объяснения удлиненной формы ядра.

Достаточно взглянуть на типичные строго определенные формы хромосом для того, чтобы убедиться, что они состоят из твердого вещества или по крайней мере обладают твердым скелетом. Хотя до настоящего времени о внутренней структуре хромосом мы знаем очень мало точного, тем не менее я склоняюсь к последнему предположению. Мне представляется, что хромосомы состоят из хроможела, т. е. из твердого скелета с жидким содержимым. Дело в том, что хромосомы могут разбухать и снова сокращаться, сохраняя в общих чертах свою форму при резких изменениях объема. Это изменение объема происходит почти при всяком митотическом делении, в особенности же резко во время роста и созревания овоцитов, как это подробно изложено у Борна (Born, 1894) и Рюккерта (Rückert, 1892) для амфибий и селахий. Здесь в молодых овоцитах хромосомы чрезвычайно разрастаются (рис. 47 *A*); они состоят из хроможела с ярко окрашивающимся скелетом. При дальнейшем росте овоцита хромосомы уменьшаются в размерах и становятся компактнее, сохраняя определенную форму (рис. 47 *B*, *C*): очевидно, в хроможеле твердая фаза растет на счет жидкой. С другой стороны, при разбухании хромосом, которое наступает после всякого митотического деления, жидкая часть хроможела растет на счет твердой, при утоньшении которой форма хромосомы постепенно теряется и в спокойном ядре хромосомы уже не наблюдаются. Однако, как известно, существует воззрение, что хромосомы и на этой стадии сохраняют в скрытом от нас виде свою индивидуальность. Очень может быть, что эта индивидуальность выражается в истонченных остатках хроможелового скелета, петли которого раздуты до неузнаваемости. Когда стадия разбухания сменяется стадией съеживания (в начале следующего митотического процесса), скелет хромосомы благодаря своим эластическим свойствам восстановляет прежнюю ее форму и постепенно нарастает на счет жидких частей хроможела. Впрочем, изложенное выше воззрение на структуру хромосом гипотетическое; возможно, что скелет их состоит не из хроматина, а из линина. Но неопровержимым мне представляется положение, что хромосомы обладают твердым скелетом.

[1] Münch, Arch. für mikr. Anat., 1903.



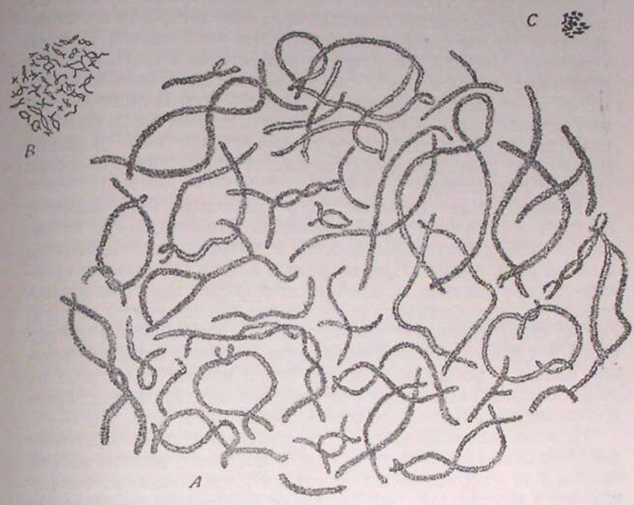



Рис. 47. Хромосомы зародышевого пузырька акулы Pristiurus на разных стадиях развития овоцита при одном и том же увеличении (по Рюккерту из Вильсона).
*A*—овоцит с поперечником 3 мм; *B*—13 мм; *C*—яйцо—15 мм.

## 3. Механизмы упорядоченных движений клетки

Простейшая форма движения, наблюдаемого в живых клетках, есть, несомненно, движение амебообразное. Было много попыток объяснить биофизически амебообразное движение; можно

указать теории Квинке, Кюне, Бючли, Ферворна, Иенсена и др. Как ни различны в подробностях воззрения этих ученых, но все их теории сходны в одном отношении: все они исходят из представления о клетке как о капле жидкой протоплазмы, формой равновесия которой является шар, но которая меняет свою форму и выпускает отростки при местных изменениях поверхностного натяжения. Под влиянием каких причин поверхностное натяжение изменяется, разные авторы толкуют поразному, но нас здесь не касаются эти разногласия, которые относятся, очевидно, к пунктам второстепенным. Нам важно установить тот факт, что амебообразное движение является одним из лучших доказательств жидкого аггрегатного состояния протоплазмы. Ни одна из новейших теорий, насколько мне известно, не предполагает, что для объяснения этого движения необходимо допустить существование в протоплазме сложных твердых механизмов.

Амебообразное движение есть типичное бесформенное, н е у п о р я д о ч е н н о е[1] движение. Отростки могут возникать в любом месте поверхности, и клетка может двигаться в любом направлении. Правда, разные клетки отличаются «формой» своих отростков, но причина этой формы лежит не в твердом аггрегатном состоянии протоплазмы или ее скелета, а зависит от силы сцепления частиц жидкой протоплазмы между собой и с жидкостью наружной среды; изменяя качества жидкой капли и жидкости, в которой она находится, можно на этой модели, без всякого участия твердых частей, получить разнообразные формы псевдоподиеобразных отростков.

В противоположность этому простейшему неупорядоченному амебообразному движению мы можем поставить высшие оформленные или упорядоченные движения клеток, каковы мерцательное и мускульное. Эти движения действительно обладают определенной сложной формой, для объяснения которой необходимо допустить существование в клетках твердых, обладающих формой частей. Там, где мы в неорганизованной природе наталкиваемся на упорядоченное движение, всегда имеются налицо твердые механизмы, которые неупорядоченное движение переводят в упорядоченное. Энергия, которая работает на фабрике, освобождается в форме хаотического неупорядоченного молекулярного движения в печи парового котла. Но уже движение золотника в паровом котле есть упорядоченное движение, которое возникло из неупорядоченного благодаря твердому механизму паровой машины. И передаваясь от одного твердого механизма к другому, неупорядоченное движение в печи парового котла принимает в конце концов форму сложного движения челнока в ткацком станке. Несомненно, что и в мускульной клетке мы имеем то же самое, и если мы желаем объяснить сокращение мускульной клетки, то мы должны открыть в ней твердый механизм, который переводит неупорядоченное движение в упорядоченное. Весьма вероятно, что мускульное, мерцательное и другие оформленные движения генетически произошли из амебообразного. Повидимому, в этом случае и теперь та энергия, которой работает мускульная или мерцательная клетка, есть энергия поверхностного натяжения, и то неупорядоченное движение, которое переводится здесь клеточными механизмами в упорядоченное, есть амебообразное движение жидкой протоплазмы. Возможно, однако, что в том или ином случае источник энергии другой—например, изменение осмотического давления (изменение формы спермиев в гипотонических растворах) или химический процесс (разбухание взрывчатого вещества капсулы) и т. д. Однако ниже под неупорядоченным движением мы будем подразумевать типичное амебообразное движение, т. е. изменение поверхности без изменения объема.

[1] Употребляемые мною термины «упорядоченное» и «неупорядоченное движение» аналогичны терминам, употребляемым в физике.



* * *

В качестве простейшего упорядоченного движения клетки мы возьмем метаболическое движение евглены. Этот организм обладает уже определенной формой. Говоря вообще, мы можем сравнить евглену с веретеном, причем у разных видов веретено оказывается более или менее вытянутым. Нетрудно открыть и скелет, определяющий эту форму. Микроскоп обнаруживает, что тело евглены как бы окутано спиральной нитью или, может быть, несколькими спиральными нитями (рис. 48); возможно, что эта нить—только утолщение тончайшей пелликулы, но от этого дело не изменяется. Закованное в спираль тело евглены принимает форму веретена, на котором обозначены передний и задний концы. У некоторых видов этот скелет настолько прочен, что эластичность его не может быть преодолена движениями протоплазмы; у других же видов протоплазматическое тело может двигаться и внутри скелетной спирали, и мы говорим, что эти виды способны к «метаболическим» движениям. При этом протоплазма переливает к переднему концу, вызывая растяже-

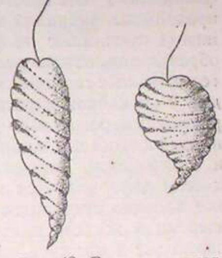


Рис. 48. Евглена в вытянутом и сокращенном состоянии.

ние спирали; получаются весьма характерные формы, позднее опять переходящие в нормальную веретенообразную, к которой стремится эластический скелет по миновании действующей силы. Как ни просто метаболическое движение евглены, но его уже нельзя назвать амебообразным: это оформленное, упорядоченное движение.

Представим себе веретенообразную клетку того же типа как евглена, но только более вытянутую, со скелетом, весьма прочным и в то же время растяжимым: мы получим типичное гладкое мышечное волокно. При внимательном изучении гладких мышечных волокон постоянно удается обнаружить в них анизотропные волокна-фибрилли. Их нередко называют сократимыми фибриллями,—думают, что именно в них кроется источник двигательной энергии,—но это представление, на котором я остановлюсь ниже, мне кажется глубоко ошибочным: я считаю эти волокна твердыми, растяжимыми и формативными. В разных клетках фибрилли расположены по-разному, иногда весьма сложным образом: то несколько таких волокон идет вдоль мускульной клетки, обыкновенно близ поверхности; иногда они несколько извиваются, иногда мы видим мускульные клетки закованными в одну или несколько спиралей. Видоизменением последнего типа являются широко распространенные, в особенности среди моллюсков, «двояко косоисчерченные» мускульные клетки. Нередко наряду с утолщенными поверхностными фибриллями (Grenzfibrillen Гейденгайна) имеются еще тонкие продольные фибрилли внутри клетки, хотя, может быть, здесь иногда принимают за фибрилли ряды ячей. Все эти твердые образования, взятые вместе, составляют твердый скелет клетки, «естественное состояние» которого близко к тому, которое мы видим у спокойной нерастянутой мускульной клетки. Фибрилли растяжимы, различные—в разной степени; и когда жидкая протоплазма клетки под влиянием раздражения освобождает энергию и стягивается, стремясь к шарообразной форме, то скелет клетки деформируется в определенном направлении и мускульное волокно становится толще и короче. Прекращается расход энергии в жидкой протоплазме—и скелет из «вынужденного» переходит в прежнее «естественное» состояние [1].

Еще более сложное упорядоченное движение мы замечаем в разветвленных мускульных клетках. Мантия Pteropoda и многих других моллюсков состоит из двух эпителиальных листков, между которыми помещается лимфатическая полость. Мантия очень сократима. Когда в нее проникает лимфатическая жидкость, она растягивается, а для сокращения ее имеется мускульный аппарат, состоящий главным образом из правильно расположенных ветвистых мускульных клеток, тело которых помещается в лимфатической полости, а разветвленные звездообразно концы распространяются на внутренних поверхностях верхней и нижней эпителиальных пластинок (рис. 49). Когда клетка сокращается, то, с одной стороны, эпителиальные пластинки сближаются и полость между ними уменьшается в размерах, а с другой стороны—обе пластинки соразмерно сокращаются, оставаясь в той же плоскости, т. е. не образуя

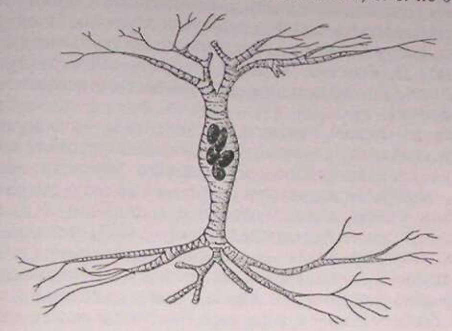


Рис. 49. Мускульная клетка из мантии.

крупных складок. Это сложное упорядоченное движение происходит из неоформленного амебообразного движения жидкого протоплазматического тела нашей клетки благодаря облекающему последнее твердому скелетному механизму. При рассматривании живых клеток их можно принять за поперечнополосатые, но изучение разрезов, окрашенных гематоксилином, приводит к заключению, что тело клетки и ее отростки одеты спиральными нитями, которые и определяют не только форму спокойной клетки, но и характер ее движения. При раздражении освобождается энергия, жидкое протоплазматическое тело стягивается, обороты спиралей сближаются, и происходит то сложное движение, о котором мы говорили выше. Когда амебообразное движение прекращается, клетка благодаря эластичности скелета возвращается к прежней форме.

О строении и сокращении поперечнополосатых мышечных волокон мы до сих пор знаем очень мало определенного. Для характеристики разногласий по этому вопросу интересна работа Мюнха (Münch, 1903). Мюнх утверждает, что так называемые поперечнополосатые мускульные волокна вовсе не поперечно-

[1] Если мы примем, что волокна в мускулах не сократимые органы, а твердые и неорганизованные, нам станет понятна их почти безграничная расщепляемость, соответствующая расщепляемости минералов.

полосаты, так как в основе их строения лежит спираль, широкие обороты которой, соответствующие линии Z, легко принять за поперечные диски. Насколько мне известно, это утверждение Мюнха было встречено с большим скептицизмом и до сих пор не подтверждалось другими исследователями. Я также относился к нему с недоверием до тех пор, пока в мускульных волокнах некоторых перепончатокрылых (Vespa, Bombus, Formica) и жуков (например Cantharis) не нашел объекта, убедительно подтверждающего взгляд Мюнха. Эти волокна по оси пронизаны широким каналом, выполненным саркоплазмой, и на свежем объекте при поворачивании микрометрического винта спиральные обороты вокруг канала могут быть констатированы с полной ясностью. Я, конечно, не могу обобщать эти структуры и не думаю, что ими ограничивается сложность строения мускульного волокна.

Одно мы можем признать несомненным,—что мускульные волокна снабжены сложным твердым анизотропным скелетом. Картины сокращающегося мускульного веретена позволяют думать, что в объяснении этого процесса должно сыграть большую роль учение о коллоидальном состоянии: в поперечнополосатом волокне чередуются между собой, повидимому, не твердые (анизотропные) и жидкие (изотропные) пластинки (соотв. полоски), а пластинки миожела с преобладающей твердой и преобладающей жидкой фазой; при сокращении отношение твердой фазы к жидкой в каждой пластинке может меняться. Я все-таки думаю, что мы можем упростить наше представление о строении поперечнополосатого мускульного волокна таким образом, это — многоядерная клетка, протоплазма которой разделена на многочисленные ящики с твердыми стенками. В каждом ящичке помещается, так сказать, «особая амеба», и когда все «амебы» единовременно сокращаются, скелет мускульной клетки деформируется в определенном направлении. Впрочем, чрезвычайная быстрота сокращения поперечнополосатого мускула позволяет думать, что здесь замешаны и иные источники энергии, кроме энергии поверхности.

* * *

Когда в мускульных или других подвижных клетках находят фибрилли, то их охотно называют сократимыми, предполагая именно в них причину движения, источник освобождаемой энергии. В рассмотренных нами примерах мы видели, что дело обстоит совершенно иначе: причина движения лежит в жидкой протоплазме, которая освобождает энергию и деформирует твердый скелет; принадлежащие последнему фибрилли только направляют, упорядочивают движение. Твердое волокно не может обладать способностью активно сокращаться, т. е. укорачиваться, расширяясь посредине и затем снова принимая прежнюю форму. Для этого оно должно иметь более тонкую структуру из твердых и жидких частей,—структуру, подобную той, которая была описана выше для гладкой мышечной клетки. Хотя в большинстве случаев так называемые «сократимые фибрилли» на самом деле не сократимы, но тверды, растяжимы и бесструктурны, в отдельных случаях встречаются в клетке и действительно сократимые фибрилли, повторяющие структуру гладких мышечных волокон,—это прежде всего так называемые мионемы, или миофаны, инфузорий.



Если тело инфузории обладает способностью изгибаться или складываться определенным образом, то очень часто мы имеем здесь те же метаболические движения, как у эвглены; внутри скелета из формативных нитей протоплазматическое тело инфузории ворочается амебообразно в тех размерах и в той форме, которые допускаются скелетом. Возможно также, что присутствие скелетных волокон вызывает некоторую диференцировку и на поверхности жидкой протоплазмы: например, вдоль волокна протоплазма оказывается более подвижной, и таким образом твердое скелетное волокно с прилежащей особенно подвижной протоплазмой диференцируется действительно в особый органоид—сократимую нить, которая может приобрести способность сокращаться независимо от сокращения всего протоплазматического тела. В хорошо развитых миофанах стентора структура сложнее: они нередко описываются поперечнополосатыми, и действительно, при хорошем увеличении нетрудно увидеть здесь чередующиеся темные и светлые промежутки. Всякий, кому приходилось работать с сильными увеличениями, знает, как трудно иногда отличить поперечную полосатость от спирали. Ввиду этого при толковании таких сомнительных структур мы должны быть очень осторожными. Когда я рассматривал стентора с апохроматом Zeiss 2 мм. Ар. 1,40, я видел вокруг миофанов ясную, как мне казалось, спиральную нить, обороты которой сближались при сокращении миофана и расходились при удлинении его. Если мы предположим, что это действительно твердая спираль вокруг жидкого протоплазматического столбика, способного к амебообразным движениям, что нормальное состояние спирали близко к вытянутой форме покойного миофана, то нам будет понятно действие этого механизма, в миниатюре повторяющего механизм мускульного волокна.

Интересно строение сократимого стебелька сувоек (Vorticellinae) (рис. 50), изученное весьма тщательно Энтцем Геца старш.[1]. Стебелек одет цилиндрической кутикулярной оболочкой с двумя поверхностными слоями

[1] E n t z G e z a, Die elastischen und contractilen Elemente der Vorticellinen, Mathem. und naturwiss. Berichte aus Ungarn, 1893.

волокон, укрепляющих оболочку. Внутри нее идут два волокна: тонкое блестящее—спазмонема *(spasm)* и более толстое протоплазматическое—аксонема *(ax)*; последнее обернуто тончайшей спиральной нитью—спиронемой *(spir)*. Вот каковы факты,—посмотрим, как объяснить их; для этого нужно прежде всего решить, какие из описанных частей жидкие и какие твердые и каково «естественное состояние» твердых частей.

Кутикула, очевидно, твердая; когда стебелек умершей сувойки загибает, она выдерживает всего долее и превращается в пустой прямой цилиндрик: стало быть, это и есть ее естественное состояние. Кутикула очень тонка и, очевидно, не может при изменении формы развивать сколько-нибудь значительную эластическую энергию; ее назначение состоит, как кажется, только в том, что она сдерживает остальные части вместе.

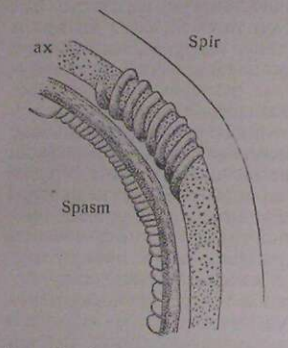



Рис. 50. Стебелек сувойки по Энтцу.
ax—аксонема; spasm—спазмонема; spir—спиронема.

Спазмонема с виду имеет характер эластичного волокна, и это, несомненно, твердое волокно, обладающее определенной формой; в поперечнике волокно не круглое, а полулунное. При сокращенном стебельке спазмонема свернута в спираль, при развернутом—выпрямляется. Какая же из этих двух форм соответствует естественному состоянию? Сувойка умирает со свернутым в спираль стебельком, и последний выпрямляется только тогда, когда спазмонема загнивает. Стало быть, «естественное» состояние спазмонемы есть свернутая спираль, и требуется энергия для того, чтобы эту спираль выпрямить. Так как спазмонема весьма толста в сравнении с толщиной стебелька, то, очевидно, она развивает при изменении формы значительную эластическую энергию. Когда эта энергия освобождается, то ее оказывается достаточно, чтобы стебелек моментально сократился в спираль и головка притянулась к его основанию. По смерти не умирание живой протоплазмы, а загнивание и разрушение спазмонемы вызывает выпрямление стебелька. При жизни для выпрямления стебелька и деформации спазмонемы требуется энергия, которую может развить только живая жидкая протоплазма, а загнивание и разрушение спазмонемы вызывает выпрямление стебелька. Я полагаю, что аксонема представляет собой протоплазматическую массу, которой твердая, тонкая спиронема придала форму цилиндра. Энтц описывает в аксонеме ряд шарообразных включений, занимающих всю ее ширину; было бы естественно видеть здесь распадение жидкой протоплазмы на капли, как часто распадается на капли столбик воды, если мы ее впустим в спираль из проволоки. Покойное состояние аксонемы очевидно при стянутом стебельке, когда и поверхность ее наименьшая. Развивая энергию, протоплазма аксонемы может вытягиваться внутри своей спирали, как вытягивается амеба, и при этом вытягивании она преодолевает эластичность спазмонемы, и стебелек выпрямляется. До тех пор, пока стебелек остается выпрямленным, аксонема должна развивать энергию, необходимую для преодоления эластичности спазмонемы. Лишь только освобождение энергии в аксонеме прекращается, стебелек моментально сокращается, закручивается.



Может показаться, что с биологической стороны такое распределение работы в стебельке невыгодно: ведь оно обратно тому, что наблюдается в мускульных клетках, где удлиненная форма соответствует покою, а сокращенная—работе. Но в нашем случае стадии работы и биологически соответствует вытянутое состояние стебелька. При вытянутом состоянии начинают работать реснички, и животное кормится; долгое время пребывать в этом вытянутом состоянии сувойка не может, как мускул не в состоянии выдержать долго тетануса; когда протоплазма аксонемы «устанет», стебелек свертывается, а протоплазма аксонемы «отдыхает» при минимальной поверхности. Разница между стебельком сувойки и мускульным волокном зависит от того, что естественными оказываются в обоих случаях противоположные состояния клеточного скелета: в стебельке сувойки укороченное, в мускульном волокне вытянутое.

Я описал здесь механизм упорядоченного движения стебелька сувоек, как он представляется мне на основании фактов, описываемых Энтцем. Сам Энтц толкует эти факты иначе. Он, правда, настаивает на том, что спазмонема есть образование эластическое, а ни в коем случае не сократимое. Энтц также думает, что эластичностью этого волокна объясняется скручивание стебелька. Но главную роль в раскручивании он приписывает эластичности кутикулярной оболочки стебелька, которая находится в естественном состоянии при вынужденном состоянии спазмонемы и обратно. Стоит только «включить» действие эластической спазмонемы и стебелек выпрямится; а если «выключается» действие оболочки, стебелек свертывается. Энтц думает, что он открыл и тот способ, которым действия эластичности спазмонемы и оболочки «выключаются»—именно при помощи тончайших «сократимых мионемов» оболочки и спиронемы. «Правда, эти тонкие мионемы слишком слабы, чтобы одни они могли выпрямить или сократить стебелек, но они достаточно сильны, чтобы до известной степени выключить то или иное из противоположных эластических напряжений, вследствие чего проявляется или исключительно эластичность пелликулы или спазмонемы» (стр. 39—40).

Не говоря уже о том, что активная сократимость спиронемы и поверхностных мионемов, построенных так же, как спазмонема, мне представляется ничем не доказанной и мало вероятной, самый механизм, рисующийся воображению Энтца, я считаю совершенно невозможным. Я не понимаю, как может быть «выключено» то или иное из эластических напряжений. Эластичность оболочки только понижает максимум сокращения спазмонемы, но иной работы произвести не может. Работающая энергия должна развиваться вне твердых частей механизма и во всяком случае не в «слабых тонких мионемах». Я приписываю развитие этой энергии протоплазме аксонемы, достигающей значительной мощности, а Энтц думает, что аксонема не принимает никакого участия ни в сокращении, ни в выпрямлении стебелька, а почему-то считает ее «нервным центром». Так сильно даже и на этого ученого, столь много сделавшего для выяснения истинной роли эластических волокон у сувоек, действует прежнее воззрение, что активную сократимость следует искать только в волокнах.

Рассмотрев механизмы некоторых внутренних подвижных органоидов клетки, перейдем к внешним органоидам, наиболее совершенными формами которых являются реснички и жгуты. С сравнительноморфологической точки зрения эти органоиды выводятся обыкновенно из псевдоподий амебы. Настоящие псевдоподии амебы, как мы знаем, бесформенны и не постоянны; но мы знаем также и оформленные постоянные псевдоподии, например у солнечников. Такие псевдоподии, конечно, снабжены скелетом в виде твердого осевого волокна.

Протоплазма движется по этим нитям взад и вперед, но сокращаться эти протоплазматические отростки могут, повидимому, лишь по разрушении, разжижении скелета. Нам известны, однако, и более сократимые оформленные псевдоподии—я могу указать на спиральные псевдоподии A. radiosa (Podostoma filigerum Clap. et Lach.), наблюдая которые я пришел к заключению, что они обязаны своей формой спиральным скелетным нитям, совершенно так же, как соответствующие отростки у Maja или Dromia. Построенные таким образом псевдоподии постоянны, и движение их определяется твердым механизмом.

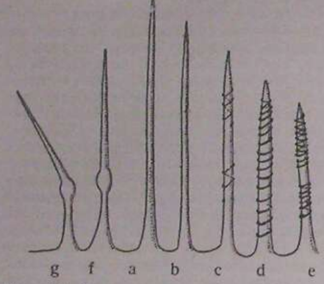


Рис. 51. Сосательные трубочки Podophrya (по Р. Гертвигу).

a—e—постоянное сокращение, сопровождающееся скручиванием спирали; f—g—сокращение без скручивания—вероятно, при частичном разрушении спирали.

Интересный пример своеобразного упорядоченного движения мы находим в сосательных трубочках Suctoria. Это действительно трубочки с центральным канальцем: они могут укорачиваться до известного предела, а затем снова вытягиваются до прежних размеров. Существование твердого скелета у этих органоидов несомненно, и строение этого скелета легко поддается изучению. На рис. 51, заимствованном из работы Гертвига[1], мы видим, что в стенке трубочки заложена спираль, которая закручена в сократившейся трубочке (*e*) и выпрямлена в вытянутой (*a*), в какозом состоянии ее трудно заметить. Если мы предположим, что эта спираль твердая, формативная и что внутренняя и внешняя стенки трубочки одеты, может быть, растяжимой твердой кутикулой (это не необходимо), причем пространство между всеми этими скелетными элементами выполнено сократимой протоплазмой, то мы поймем, что неупорядоченное амебообразное сокращение этой протоплазмы может вызвать сложное оформленное движение трубочки.

Объяснить механизм ресничек мерцательного эпителия не легко, в особенности потому, что они слишком тонки и скелет их трудно доступен исследованию. А что каждая ресничка, имеющая столь определенную форму, обладает собственным твердым скелетом, в этом, конечно, нельзя сомневаться. Мы можем предположить простейший случай, что скелет каждой реснички состоит из одной твердой нити, которая одета приставшей к ней жидкой протоплазмой. В участии последней меня убеждает следующее наблюдение. На поверхности мантии и стенки тела Cleodora и Hyalea разбросаны великолепные мерцательные клетки, которые состоят из тонкой пластинки с одним только рядом очень крупных ресничек. Реснички эти бьют всегда в плоскости перпендикулярной линии прикрепления, но в разных клетках различно: то все вместе одновременно, то последовательно одна за другой, то одновременно одна часть ресничек отгибается в одну сторону, а другая—в другую. Часто наблюдается при этом, что две-три или более ресничек склеиваются между собой в более или менее широкие пластинки, которые бьют целиком; наблюдается даже, что весь ряд ресничек склеивается в одну пластинку (как у Ctenophora). Отсюда приходится заключить, что скелетные нити ресничек одеты жидкой протоплазматической оболочкой, причем жидкие оболочки двух соседних клеток могут сливаться.

[1] R. Hertwig, Morph. Jahrb., 1876.



На том же объекте можно установить еще один важный факт: каждая ресничка в поперечном разрезе является не круглой, а сплющенной; стало быть, осевая скелетная нить реснички представляет собой не цилиндр, а узкую пластинку с ясно обозначенными плоскими правой и левой сторонами. Такое строение скелета еще строже определяет форму движения. Цилиндрическая нить, подвешенная одним концом, способна колебаться одинаково во все стороны, а такая же твердая узкая пластинка будет качаться всегда в одном направлении—в плоскости, перпендикулярной ее поверхности, и это при любом направлении толчка, стало быть, при неоформленном толчке. А у нашей мерцательной клетки и толчок, по крайней мере до некоторой степени, является оформленным благодаря форме скелета. Если предположить, что и здесь действует поверхностная энергия, то мы можем думать, что протоплазма с правой и с левой поверхности скелетной нити сокращается разновременно и последовательно: сначала сократится поверхность жидкой протоплазмы с левой стороны, и вся нить нагнется налево. Затем такой же процесс произойдет с правой стороны. Ритм толчков не должен быть особенно правильным: размах нити зависит в значительной степени от формы и эластичности скелетной нити, и неправильности толчков будут сглаживаться в механизме.

До сих пор мы еще не принимали во внимание структуру основных концов ресничек и тела мерцательной клетки. На основании каждой реснички, точнее, каждой скелетной нити реснички, сидят на известном расстоянии друг от друга два базальных тельца. В некоторых клетках они имеют форму не зерен, а

палочек; очевидно, мы должны отнести их к твердому скелету. Внутри клетки замечаются часто нити, которые, начинаясь от основания каждой реснички, сходятся часто между собой в один пучок, идущий к ядру или ко внутреннему концу клетки. Весьма вероятно, что и эти нити твердые. Таким образом, мы получаем в мерцательной клетке один общий весьма сложный механизм и нам становится понятным, что реснички колеблются обыкновенно не вразброс, а в закономерной последовательности. Впрочем, я не буду пытаться дать специальное объяснение различным отделам этого механизма: при современном состоянии наших сведений здесь возможны только мало обоснованные гипотезы.

Движение ресничек обыкновенно только бьющее, хотя при медленном колебании длинных ресничек вышеупомянутых мерцательных клеток Pteropoda заметно, что, кроме того, вдоль реснички проходит волнообразное колебание. Движения жгутов более сложны: кроме двух указанных типов здесь замечают также поступательное и вращательное движение. Если мы остановимся только на жгутах спермиев, то мы вряд ли ошибемся, предположив, что для спермия каждого вида животных и растений характерна своя собственная форма движения жгута. Неменьшее разнообразие наблюдаем мы и в строении скелета спермиев, что и понятно, так как именно в разнообразии твердых механизмов кроется причина и разнообразия движений. Ни в одном другом роде клеток микроскоп не открывает нам такого богатства формативных образований, как в спермиях.

Прежде всего несколько слов относительно головки, также принимающей участие в движении. Головка имеет по большей части вытянутую форму, которая иногда значительно осложняется, становится спиральной. Здесь, несомненно, должен быть развит скелет, но до сих пор он открыт лишь в отдельных случаях; я полагаю потому, что его не искали с надлежащими методами [1]. Но у селахий присутствие его несомненно благодаря превосходным исследованиям Ретциуса [2]. Скелет выражен

[1] Я уже получил из типографии корректурные листы настоящей главы, когда решил проверить высказанное здесь убеждение, что в головке спермиев «несомненно, должен быть развит скелет» и что если до сих пор он открыт лишь в немногих случаях, то только потому, что его не искали. Первые два объекта, которые мне случайно попались,—спермии тритона и медведки—блистательно оправдали мое предположение. В обоих случаях без труда удалось установить, что вытянутая головка окутана спиральной нитью, заложенной в тонкой протоплазматической оболочке, одевающей ядро. Свои наблюдения над скелетом снабженных жгутом спермиев я изложу в другом месте.

[2] Retzius, Biologische Untersuchungen, 1903. Эта работа попала мне в руки уже после опубликования моего предварительного сообщения (Biol. Centr., 1903), и я удивился, заметив поразительное совпадение рисунков Ретциуса с моими рисунками скелета спермия Eupagurus.



здесь в форме такой же спиральной нити, которая придает форму головке и в спермиях Pagurus. Точно так же в головке спермиев у голубя и ящерицы имеются по Бенда (Benda) спиральные нити. Форма головки спермиев так своеобразна и так мало совместима с представлением о жидком аггрегатном состоянии протоплазмы, что многие авторы, говоря о развитии спермия, выражаются, что ядро, или, точнее, хроматин, при этом твердеет. В тех случаях, где, как у селахий и Sauropsida, вокруг ядра открыты формативные волокна, вероятнее допустить, что содержимое ядра и здесь, как у Decapoda, остается жидким, хроматин оказывается в стадии хромосола. Скелет головки—спиральная нить—дает широкий простор упорядоченным движениям; но не всякая капля жидкости способна двигаться амебообразно, и потому неудивительно, что движения головки весьма ограничены или отсутствуют.

Шейка спермия обыкновенно очень коротка. Об ее функции, не говоря о том, что здесь помещается участвующее в процессе оплодотворения центральное тельце, мы знаем два интересных обстоятельства. Заднюю границу шейки составляет передний отдел дистального центрального тельца, часто имеющий форму колечка, несомненно твердого. Это колечко не только определяет форму шейки, но и означает место наименьшего сопротивления, где хвост после проникновения головки в яйцо отваливается (Waldeyer). В некоторых случаях удалось открыть и другие элементы в шейке, которые мы можем принять за скелетные: именно у морской свинки Мевес описывает в шейке сложный аппарат нитей между совершенно правильно расположенными зернами—дериватами центральных телец. Правильное и постоянное расположение зерен свидетельствует о том, что мы имеем здесь механизм, состоящий из твердых и, вероятно, растяжимых нитей. Шейка служит местом, где движение хвоста передается головке, и вполне естественно, что в том или ином случае для передачи вырабатывается особый сложный механизм.

Но, конечно, самый сложный механизм мы замечаем в главном органе движения—в хвосте. Мы имеем неопровержимые доказательства, что осевая и другие нити хвоста—твердые. У Amphiuma по Мак-Грегору осевая нить имеет весьма своеобразную форму выдолбленного желобка, в поперечнике—полулуния (рис. 3, стр. 60). Добавочная нить представляется цилиндрической или, точнее, конической, так как подобно осевой нити к дистальному концу она постепенно становится тоньше. На известном уровне спермия обе нити перекрещиваются. На всем протяжении нити соединены между собой тонкой перепонкой, которая, очевидно, не просто пленка жидкой протоплазмы, натянутая между двумя твердыми волокнами, но снаб-

жена особым твердым скелетом; за это свидетельствует, во-первых, то обстоятельство, что перепонка выдается свободно кнаружи от продольных скелетных нитей, а во-вторых, что эти нити на всем протяжении находятся друг от друга на определенном расстоянии и сдерживаются в месте перекреста.

Когда мы говорили о мерцательных ресничках, мы видели, что уже сплющенное в виде узкой длинной пластинки волокно есть механизм, определяющий колебательное движение реснички. Конечно, тот механизм, который мы находим в спермии Amphiuma, несравненно сложнее и точно определяет форму колебательного движения, гораздо более сложного, чем у обыкновенной реснички. Движение же, вероятно, производится и здесь в жидкой сократимой протоплазме, которая облекает все части скелета; в источнике своем оно может быть таким же неупорядоченным движением, как движение амебы, и для моей цели излишне строить догадки о том, где и каким образом возникает это неупорядоченное движение.

В других случаях все твердые волокна могут иметь в поперечнике круглую форму, но резко отличаются друг от друга по своей толщине, по эластичности, растяжимости и, главное, по своим комбинациям. Каждое волокно состоит иногда из пучка более тонких волоконец. У Salamandra, напр., «краевое» волокно длиннее «осевого», и в результате этого является волнистая сборчатая форма хвостовой перепонки. Балловиц, Броман и др. различают в спермиях двоякого рода волокна: 1) «активно-сократимые» и 2) «пассивно-сократимые», или эластические. Первые будто бы выполняют всю работу движения и сокращаются при самом слабом сокращении жгута, опорные же волокна только пассивно приводятся ими в движение. Мне это разделение представляется совершенно неправильным и толкование действительно наблюдаемых фактов—неверным. Активно сокращается при движении спермия только жидкая протоплазма, а твердые нити скелета изменяют свою форму лишь тогда, когда жидкая протоплазма затрачивает на это известную работу. При этом менее эластичные[1] тонкие волокна сокращаются уже при слабом движении, а обладающие значительной эластичностью толстые волокна—только при энергичном движении. Мы можем, конечно, мысленно выделить ту или иную группу волокон с окружающей их жидкой протоплазмой и назвать сократимым органоидом, соответственно миофану Stentor,—но такое выделение не будет иметь особого смысла.

Кроме продольных нитей в строении хвостового механизма спермия принимают участие спиральные нити, которые в особенности характерны для «промежуточного» отдела. Эта спираль

[1] Определение эластичности см. стр. 132.



придает цилиндрическую форму промежуточному отделу, и если мы примем, что она выполнена сократимой протоплазмой, то упорядочивает также сокращения последней. И весьма возможно, что именно этому промежуточному отделу хвоста, одетому твердой спиралью, принадлежит главная роль в произведении поступательного движения спермия. При амебообразном движении протоплазматического цилиндра спираль не только укорачивается и удлиняется, но при этом изменяется также число ее оборотов: при удлинении спираль раскручивается, при укорачивании скручивается. Механический эффект такого движения понятен: при раскручивании спирали весь спермий, или, может быть, только хвост или только головка его, вертится вокруг продольной оси в одну сторону, при закручивании—в другую. Возможно, что механизм устроен таким образом, что при раскручивании спирали приходит во вращательное движение только хвост, а при закручивании—только головка, или наоборот. Форму головки часто сравнивают с формой пароходного винта; в других случаях винтообразным оказывается хвост, между тем как головка цилиндрическая. Понятно, что скручивание и закручивание спирали будет в таком случае иметь в результате поступательное движение спермия. Таким образом, в спермии мы видим полное подобие пароходного винта: работает поверхностная энергия сократимой жидкой протоплазмы, и это неупорядоченное движение переводится в сложное упорядоченное благодаря присутствию твердого механизма—скручивающейся спирали и винтообразного скелета головки или хвоста.

Важное значение имеет также разделение хвоста на отделы по длине, обыкновенно на три отдела. Задней границей переднего отдела, так наз. промежуточного, является задняя часть дистального центрального тельца (колечко); главный отдел хвоста отделяется от концевого задней границей волнообразной перепонки. Эти границы, в особенности первая, имеют, вероятно, определяющее значение для волнообразных колебаний хвоста, составляя узловые пункты, т. е. определяя длину волн.

Я полагаю, было бы весьма интересной задачей, изучив тщательно строение твердого скелета того или иного спермия и форму его движений, сопоставить цифровые величины длины волн и длины отделов хвоста и вообще проследить детально функциональное значение каждой части этого сложного механизма; эта задача представляется мне выполнимой даже и при современных методах исследования.

* * *

Мы рассмотрим теперь еще один род движения с определенной формой—кариокинез. Это движение резко отличается от всех тех упорядоченных движений, которые нами были рассмотрены

выше. До сих пор мы имели дело с механизмами, которые, раз изменившись, возвращались к прежней стадии равновесия, и эта последняя стадия оказывалась «естественным» состоянием твердого тела. В процессе кариокинеза мы замечаем также ряд определенных последовательных изменений формы, но они начинаются одной стадией равновесия и заканчиваются стадией равновесия совершенно иного рода. Стало быть, здесь мы не имеем того постоянства формы, которое характеризует твердый механизм и которое мы находили во всех рассмотренных выше упорядоченных движениях. Это—процесс развития, процесс построения новых механизмов или перестройки старых. Теоретически мы одинаково можем представить себе, что этот процесс протекает исключительно в жидкой среде или что в нем принимают участие также твердые элементы, которые при этом меняют свое «естественное» состояние: их эластичность или временно ослабляется, сводится к нулю (превращение в жидкость), или же из совершенной становится, также на время, несовершенной (как в воске).

Возможно допустить, что фигура ахроматического веретена возникает в жидкости без участия твердых скелетных элементов и является выражением направленных определенным образом токов в протоплазме, может быть, имеющей альвеолярное строение. Что это действительно возможно, доказывают интересные эксперименты Бючли, который получил фигуры сияний и веретен в жидких пенистых каплях, внося в них те или иные центры притяжения—как пузырьки воздуха. При этом волокнистая структура веретена оказывалась лишь кажущейся,—вместо волокон здесь на самом деле имеются ряды ячей. Однако при той подвижной форме равновесия, которую мы здесь находим, ячеистая структура оказывается здесь не единственно возможной структурой жидкого вещества: возможны и настоящие нити, т. е. течения, струи жидкости, которые сохраняют свою форму до тех пор, пока в силовом поле поддерживается постоянная разность потенциалов между начальным и конечным пунктами струи.

Весьма вероятно, что в простейшем случае процесс кариокинеза обходится действительно без участия твердых механизмов, но я думаю, что в более сложных формах митоза возникают переходящие твердые структуры, благодаря которым только и возможна более сложная диференцировка, осложнение этого процесса. Если раствор коллоида—сол, в котором возникает веретенообразное сияние, превратится в жел с преобладающими признаками жидкости, то процесс может продолжаться в прежнем направлении, только несколько замедлится и может задержаться преимущественно на той или иной стадии. Скелет жела может выпасть в любом виде: могут затвердеть, напр., стенки



ячеек, или же по ребрам соприкосновения рядов ячей возникнут твердые волокна. Благодаря возникновению твердого скелета силовое поле может значительно осложниться; в тех или иных определенных пунктах скелета возникнут новые центры сил, которые вряд ли могли бы удерживать столь определенное положение на жидком веретене. Волокна могут также служить простейшими механизмами—рычагами для передвижения тяжестей, или же рельсами, строго намечающими направление, по которому должны скользить хромосомы, и т. д.

Я бы не стал останавливаться на этих соображениях относительно возможной функции твердых структур, если бы не имелись фактические основания думать, что твердые структуры действительно имеют место в некоторых случаях кариокинеза. Сюда я отношу прежде всего известные морфологические факты. Наблюдая митотическое деление в клетках генитальной железы у саламандры, никак не соглашаешься принять извилистые расходящиеся в разных направлениях, перепутанные нити веретена за струйки жидкой плазмы, стремящиеся к центрам притяжения, или за ребра между рядами ячей.

Исследуя в морской воде расщипанные препараты живой семенной железы Decapoda, я нередко имел случай наблюдать делящиеся клетки. При расщипывании клетки подвергаются, конечно, механическим толчкам, а главное—они отрываются друг от друга, освобождаются: между тем как в железе каждая клетка испытывает давление со стороны соседних, теперь это давление устраняется. Спокойные сперматогонии, сперматоциты и сперматиды (на ранних стадиях) принимают при этом шарообразную форму жидких капель, но клетки, находящиеся в кариокинетическом процессе, резко выделяются своими угловатыми очертаниями. Только разбавляя в достаточной степени морскую воду, мы можем вызвать превращение в шар этих клеток, равно как и взрослых или развивающихся спермиев: таким образом, здесь клетки в стадии кариокинеза оказываются сходными с клетками, обладающими твердым скелетом. Замена же морской воды гипертоническим раствором вызывает во всех этих клетках еще бо́льшую угловатость.

Подробной серии опытов с мацерацией митотически делящихся клеток я не ставил, но попутно мне удавалось наблюдать некоторые отдельные факты. Так, я нередко наблюдал, что от полюсов митотически делящейся освобожденной клетки отходят наружу пучки свободно заканчивающихся нитей, которые, повидимому, служат продолжением нитей ахроматического веретена. Я не мог подметить никакого движения этих нитей и потому считаю их действительно твердыми нитями, а не протоплазматическими псевдоподиями.

Ввиду вышесказанного я считаю в высокой степени вероят-

ным, что по крайней мере в некоторых случаях кариокинетическое движение упорядочивается твердым ахроматиновым скелетом.

* * *

Заканчивая настоящий параграф, я считаю нужным подчеркнуть, что те объяснения, которые я здесь даю отдельным типам движений, не должны считаться окончательными. Моя цель была только показать, что клетки, способные к упорядоченным движениям, во всех случаях обладают твердым скелетом и что при объяснении этих движений исследователь должен разделить две совершенно самостоятельных задачи: 1) найти источник освобождения энергии, источник неупорядоченного движения и 2) изучить тот твердый механизм, который переводит это движение в упорядоченное.

### 4. О роли центральных телец

До настоящего времени значение центральных телец и митохондриев остается загадочным. Центральные тельца были открыты впервые при митотических фигурах на немногих объектах (у саламандры по Флемингу, 1882, у лошадиной аскариды по ван Бенедену, 1883 и Бовери, 1888). Позднее их присутствие было обнаружено при митотических процессах значительного числа животных клеток, а во многих случаях и в спокойных животных клетках, но ботаники даже до последнего времени выражали сомнение в их существовании. Всего 6 лет назад Фишер (A. Fischer, 1899) решился даже утверждать в общей форме, что центральные тельца совсем не существуют и в значительной степени выдуманы гистологами. В настоящее время мы имеем полное право обойти молчанием подобного рода утверждение. Факт широкого распространения центральных телец в клетках стоит вне сомнений, и весьма вероятно даже, что это — почти такой же постоянный орган клетки, как ядро; менее достоверно, что центральные тельца не могут возникать вновь из протоплазмы, но происходят всегда путем деления центральных телец, существовавших ранее.

Но если морфология центральных телец и может считаться достаточно разъясненной, то нельзя сказать того же о физиологии их. Часто называют центральные тельца «кинетическими» органами в противоположность ядру, которому приписывают ассимилятивную функцию и передачу наследственных признаков. Три рода фактов позволяют связывать центральные тельца



с движением клетки: во-первых, их участие в кариокинезе — «передвижении ядра»; во-вторых, сложная диференцировка их в хвосте спермиев; наконец, в-третьих, — сродство с центральными тельцами так наз. базальных телец при основании мерцательных ресничек.

Несмотря на эти факты, я думаю, мы не имеем никакого права называть центральные тельца органами движения, т. е. считать их принимающими участие в процессе освобождения кинетической энергии. Для этого прежде всего надо было бы установить участие центральных телец в амебообразном движении. Если у амебы центральные тельца нелегко поддаются изучению, то лейкоциты, блуждающие клетки, напр., амфибий являются одним из лучших объектов для изучения этих образований. И все-таки ни малейших следов какого-либо участия центральных телец в амебообразном движении подметить не удается.

В настоящей главе мы рассматривали различные клеточные структуры, соответственно — органы с точки зрения аггрегатного состояния. Попробуем применить ту же точку зрения к изучению центральных телец.

В полюсах веретена, а также и в спокойных клетках, где они лежат обыкновенно рядом с ядром, центральные тельца имеют на окрашенных препаратах по большей части вид точек, и трудно решить, зерна ли это или капли жидкости. Но у многих насекомых (бабочки, таракан), а также у многоножек (Lithobius forficatus), у Polystomum integerrimum, у утки констатировано, что в спокойных клетках мужской половой железы центральные тельца имеют определенную форму палочек; это обстоятельство служит доказательством их твердого аггрегатного состояния или по крайней мере присутствия в них твердого скелета. Отсюда вытекает вывод, что и шарообразные центральные тельца являются твердыми зернами, а не жидкими капельками. И этот вывод приобретает характер несомненности, когда мы видим, каким сложным изменениям формы подвергаются первоначально шарообразные центральные тельца при превращении сперматиды в спермий: все эти колечки, восьмерки, палочки, трубочки и спирали суть, конечно, твердые образования.

Я полагаю, что твердое аггрегатное состояние является самым существенным отличительным признаком центральных телец и что из этого признака вытекает и физиологическое значение этих органов. Цитоплазма клеточного тела недиференцированной, напр., амебообразной клетки представляется жидкостью, и центральные тельца внутри нее являются единственными или, во всяком случае, главными твердыми образованиями. Если это так, то следовало бы заранее ожидать, что во всех тех случаях, когда клетка

начинает диференцироваться в смысле формы, в процессе диференцировки важную роль должны играть центральные тельца. Это мы наблюдаем в действительности во многих случаях. Образование ахроматинового веретена при митозе, развитие жгута спермиев и ресничек в мерцательных клетках происходит при видном участии центральных телец.

Было бы, однако, неправильным ожидать, что при указанных выше процессах твердые структуры в цитоплазме (ахроматиновые нити, осевые нити жгутов и ресничек) развиваются прямо из вещества центральных телец. Наблюдение говорит нам лишь то, что эти нити развиваются в связи с центральными тельцами, и вполне возможно, что они образуются из жидкой цитоплазмы клеточного тела. Цитоплазму мы рассматриваем как плазмосол, обладающий склонностью превращаться в плазможел, причем в той или иной форме выпадает твердый скелет. Мы знаем, что при всяком выпадении из растворов выпадающее вещество располагается в известном порядке около имеющихся в растворе твердых тел. В частности, опыты А. Фишера (A. Fischer, 1899) показали, что при выпадении от действия реактивов из раствора белка нити последнего могут слагаться в сияние вокруг случайно оказавшегося налицо твердого тельца или же в веретено— между двумя твердыми тельцами. С этими искусственно вызванными структурами Фишер и сравнивает образование ахроматиновых фигур при митозе. Мне также представляется возможным, что такое сравнение близко к истине. Но я решительно не могу понять, каким образом Фишер, принимая такой способ образования ахроматиновых фигур, находит возможным отказывать центральным тельцам, определяющим расположение веретена, во всяком физиологическом значении. И, может быть, их значение даже больше, чем кажется с первого взгляда; если мы допустим, что кажущееся шариком тельце на самом деле обладает определенной более или менее сложной формой, которая укрывается от наблюдения, то зависимость формы ахроматиновой фигуры от центральных телец окажется еще более тесной.

Все сказанное выше относительно связи между центральными тельцами и ахроматиновыми нитями может относиться и к процессу возникновения осевых нитей жгута или реснички; только здесь представляется более, чем в первом случае, вероятным, что нить развивается из вещества самого центрального (соответственно базального) тельца ввиду большего соответствия в величине обоих образований.

Если согласиться с развитыми выше положениями, то станет ясным, что нет никаких оснований называть центральные тельца кинетическими центрами. Все три рассматриваемые рода движения являются движениями упорядоченными, и только эта упорядоченность, оформленность движения и стоит в связи с центральными тельцами. Последние лишь определяют структуру механизма, который переводит неупорядоченное движение в упорядоченное, но к процессу освобождения энергии при возникновении движения никакого отношения не имеют. *Центральные тельца являются не кинетическими, а определяющими форму органами.*

* * *

Принимая в соображение аггрегатное состояние центральных телец, может быть, удастся устранить существующее в литературе разногласие относительно терминов «центральное тельце» и «центросома». Это вовсе не спор о словах, а разногласие по существу.

Именем «центросома» назвал Бовери образования, помещающиеся в полюсах дробящегося яйца у лошадиной аскариды; он описал центросому как шарообразное тело, к периферии которого подходят нити веретена и лучи сияния, а в центре лежит ярко окрашивающееся тельце, «центриоля». В других клетках, в особенности в сперматоцитах и сперматидах, в полюсах веретена находят только ярко окрашивающееся зерно или палочку без всяких оболочек; это зерно остается в спокойной клетке, когда сияния вокруг него исчезают и оно окружено непосредственно недиференцированной протоплазмой. За последнее время в особенности Мевес (1902) настаивает на том, что это зерно не следует смешивать с центросомой Бовери, так как оно соответствует только «центриоле» этого автора; и Мевес употребляет для этого образования старый термин Флемминга и ван Бенедена «центральное тельце». Только это центральное тельце, соответственно центриоля, и есть существенный постоянный и, повидимому, саморазмножающийся орган; а окружающее его в некоторых случаях тело (центросома Бовери) представляет собой образование преходящее и относится по происхождению к ахроматинозой фигуре—центросфере, в которой может развиться вокруг центрального тельца целый ряд концентрических сфер, соответственно оболочек.

Главные отличия «центрального тельца» Мевеса от «центросомы» Бовери состоят в ничтожнейших размерах первого, в отсутствии в нем видимой структуры и в его способности принимать ту или иную сложную форму, т. е. в его твердом аггрегатном состоянии. Мне думается, однако, что не следовало бы слишком обострять эти различия. Что касается величины, то некоторые центральные тельца, описываемые самим Мевесом, даже крупнее, чем «центросомы» лошадиной аскариды: я имею в виду проксимальное центральное тельце в спермии саламандры и гигантские центральные тельца сперматоцитов

Paludina vivipara перед их распадением на зерна. Чрезвычайно вырастают центральные тельца и в сперматидах Decapoda, в особенности у Paguridae; мы видели, что здесь дистальное центральное тельце отличается сложной внутренней структурой и состоит из жидкой центральной массы, вокруг которой диференцируется сложный скелет из твердого вещества. Весьма вероятно, что и в других случаях, а именно при делении центральных телец, при распадении их на зерна, а также при разрастании их в развивающихся сперматидах, они состоят не из компактного твердого вещества, а из центрожела, т. е. из твердого скелета, в петлях, соответственно ячеях, которого содержится то же самое вещество в растворе, благодаря чему центральное тельце, сохраняя определенную форму, приобретает пластичность. Если мы допустим, что способность превращаться в центрожел с бо́льшим или меньшим преобладанием жидкой фазы есть признак, общий для всех центральных телец, то нам станет вполне понятным превращение центральных телец в центросому, внутри которой может сохраниться зерно—центриоля. Если в некоторых случаях—напр., у Amphioxus согласно описанию Соботты (Sobotta, 1897)—в полюсах первого веретена дробления не замечается никаких центральных телец, а позднее они появляются, то с нашей точки зрения здесь происходит не новообразование их, а восстановление более компактных центральных телец из центрожела. Такое толкование наблюдаемых фактов в особенности приходит на ум, когда читаешь описания Лилли (Lillie, 1903) или Конклина (Conklin, 1897), относящиеся к митотическим фигурам при оплодотворении и дроблении яйца Unio, соответственно Crepidula.

Я считаю возможным, что центральные тельца, которые в типичной форме наблюдаются при спермиогистогенезе или в спокойных клетках, суть образования, тождественные с центросомами, наблюдаемыми по преимуществу в яйцах; только в центросомах преобладает жидкая фаза, а в центральных тельцах—твердая; благодаря этому центральное тельце ясно отграничено в протоплазме клеточного тела, а центросома сливается с протоплазматической сферой.

* * *

Конечно, не одни центральные тельца функционируют в качестве формативных органов клетки. В растительных клетках эту роль выполняет главным образом оболочка, которая хотя и может диференцироваться, но в очень узких пределах, следствием чего и является замечательное однообразие морфологического строения во всем растительном царстве. Как известно, в большинстве растительных клеток не обнаружено центральных телец, и весьма возможно, что они действительно отсутствуют и это отсутствие их стоит в связи с развитием твердой оболочки, которая делает излишним существование другого формативного органа.

Присущая некогда общим предкам животных и растений подвижность и способность к диференцировке внешней формы, сопровождаемая отсутствием целлюлезной оболочки, сохранилась у растений лишь в мужских половых клетках, и на разных стадиях развития последних констатировано присутствие центральных телец, сходных с центральными тельцами животных клеток.

* * *

Учение о митохондриях разработано в особенности К. Бенда, который собрал все имеющиеся в литературе сведения об этих образованиях в статье, появившейся в 12-м томе Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte за 1903 г. Просматривая эту статью и сопоставляя ее с фактами, изложенными в настоящей работе, вряд ли можно уклониться от того заключения, что митохондрии являются формативными органами клетки, единственное или во всяком случае главное назначение которых образовать твердый скелет.

Бенда описывает митохондрии главным образом в спермиях, равно как в сперматидах и сперматоцитах у разных позвоночных и беспозвоночных. Митохондрии представляют собой зерна, которые обладают склонностью сливаться в нити и на всех стадиях специфически окрашиваются по методу Бенда; повидимому, они состоят из особого химического вещества. Во взрослых спермиях у самых разнообразных форм эта окраска открывает по большей части спирали. Именно к такой спирали, одевающей промежуточный отдел в спермии млекопитающих, и относятся первые наблюдения Бенда; на них он и разработал свой метод окраски. В одних случаях эта митохондральная спираль одевает шейку, в других—часть хвоста, в третьих—головку. Иногда вместо спирали описываются иные структуры—поперечнополосатые нити, ленты или трубки, хотя и указывается на трудность различать спиральные структуры от поперечнополосатых. В отделе 3-м настоящей главы мы пытались доказать, что все эти образования представляют скелет различных частей спермия. Бенда употребляет для них общее название chondriogene Hülle, т. е. оболочка, развившаяся из зерен.

Зерна, из которых слагаются спирали и другие скелетные образования спермиев, не заново возникают в той клетке, форму которой этот скелет определяет, т. е. в сперматиде, но могут быть прослежены и на несколько поколений ранее, в сперматоцитах и сперматогониях, и на всех стадиях они красятся одинаково. Иногда это зерна, рассеянные по всему телу

клетки, иногда они собираются в особое митохондральное тело, за которым Мевес предлагает сохранить старинное название Nebenkern (Meveš, 1900). Часто митохондральные зерна и на этих предварительных стадиях соединяются между собой в нити, которые могут свертываться в кольца. При митотическом делении клетки у Blaps и Paludina замечено, что митохондральные нити, соответственно кольца, располагаются по наружной поверхности веретена, имитируя лежащую глубже хроматиновую фигуру, с тем, однако, отличием, что расщепление происходит не вдоль, как у хромосом, а поперек. Правильные фигуры митохондральных нитей показывают, что и на этих стадиях они состоят из твердого вещества, или, вероятно, из митожела.

Мевес описывает у Pygaera особую внутреннюю структуру митохондральных зерен: пузырек с более светло окрашивающимся (повидимому, жидким) содержимым и с ярко окрашивающейся (повидимому, твердой) оболочкой.

Кроме мужских половых элементов, Бенда находит специфически окрашивающиеся митохондрии в поперечнополосатых мускульных клетках и при основании ресничек мерцательного эпителия; однако эти наблюдения еще не настолько разработаны, чтобы на них можно было останавливаться подробнее.

Бенда обращает особенно внимание на то обстоятельство, что при проникновении спермия в яйцо митохондральные спирали всегда входят в яйцо вместе с ядром и проксимальным центральным тельцем. В яйцевой клетке он находит также митохондрии, равно как и в оплодотворенном яйце и бластомерах. Автор заключает отсюда, что митохондрии представляют собой постоянный орган клетки и один из факторов наследственности наряду с хромосомами. Для нас это воззрение представляет интерес потому, что им объясняется присутствие митохондриев в таких клетках, которые лишены твердого скелета.

Относительно значения митохондриев Бенда высказывает вполне определенное мнение. Как достигающие полного развития в спермии, в мускульных и мерцательных клетках, митохондрии представляются автору моторными органами. Против этого мнения я могу возразить так же, как против воззрения на центральные тельца как на кинетические органы. По-моему и те, и другие не имеют прямого отношения к подвижности клетки, но определяют только форму этих упорядоченных движений.

### 5. Организация клетки

В предыдущих параграфах настоящей главы мы наметили различные скелетные образования в самых разнообразных клетках во всех органах их. В мои цели не входило детальное описа-



ние всех этих образований в каждом отдельном случае. Мне важно было только указать, что структуры, открытые мной в спермиях десятиногих раков, имеют широкое распространение.

В результате этого обзора мы вправе, как мне кажется, заключить, что среди известных нам в настоящее время клеток нет ни одной, которая лишена была бы твердого скелета. Выше мы сделали допущение, что цитоплазма клеточного тела амебы находится в жидком агрегатном состоянии; по крайней мере я не знаю фактов, которые заставляли бы и здесь искать твердых, обладающих определенной формой элементов. Но при митотическом делении некоторых амеб найдены обладающие определенной формой хромосомы, а также центросомы. Таким образом, и у амеб присутствие твердых образований не подлежит сомнению. А что касается бактерий, у которых мы не знаем хромосом, то они, очевидно, обладают в большинстве случаев весьма сложным скелетом, так как имеют определенную форму и нередко целый аппарат мерцательных жгутов.

Среди современных цитологов широко распространено воззрение, что сложность и разнообразие в организации клеток зависит прежде всего от химического состава протоплазмы и что жизненные явления суть по существу явления химические, а не механические.

Факты, собранные на предыдущих страницах, идут вразрез с вышеуказанным воззрением. Организация клетки не может быть сведена к сложности химического состава веществ, из которых она построена: эти вещества сложены в определенные органы, сдерживаемые твердым скелетом. Клетка представляет собой сложный механизм, подобный машинам, сделанным человеческими руками по определенному плану; каждая часть этой машины—орган клетки—не только состоит из определенного вещества, но имеет определенную форму и удерживается на определенном месте благодаря своему твердому скелету. Совершенно не изменяя химического состава, клетка может подвергаться сложнейшим видоизменениям в самых разнообразных направлениях при вариации формы своего твердого скелета. И если ряд жизненных явлений—обмен веществ и смена энергии—и могут, повидимому, совершаться в жидких составных частях протоплазмы, то третья группа явлений, которым, быть может, преимущественно принадлежит название «жизненные», явления изменения формы совершаются в большинстве случаев при участии твердого скелета. Можно, конечно, представить себе такие клетки, которые состояли бы исключительно из жидких составных частей; внутри таких клеток замечались бы жидкие капли, ядра, а также известные структуры, прежде всего ячеистые; могло бы возникнуть уклонение общей формы от шаровид-

ной, образование одноосных двустороннесимметричных и других форм; могли бы совершаться движения вроде амебообразного; возникали бы, может быть, сияния и веретена. Но я убежден, что таких клеток, состоящих исключительно из жидкой протоплазмы, не существует в настоящее время и что, не приобретя твердого скелета, клетки не могли бы достигнуть сложной морфологической диференцировки. Самое представление о протоплазме как о живом в е щ е с т в е есть понятие отвлеченное, искусственное; реальное значение имеет только понятие о клетке как о живом м е х а н и з м е.

И если мы спросим себя, чем характеризуется понятие об органах клетки, как постоянных (хромосома, центральное тельце, митохондрии), так и временных (ресничка, жгут, волокно), то мы убедимся, что здесь играет роль не столько постоянство химического состава или определенность функции, сколько обладание твердым скелетом. Ведь сколько-нибудь точных сведений о химическом составе хроматина, центральных телец и пр. у нас нет, и однообразие окраски при употреблении известных методов ничего не доказывает. Наоборот, трудно поверить, что одинаково окрашивающийся хроматин спермиев морского ежа и человека обладает одним и тем же химическим составом. И мы знаем, что при овогенезе хромосомы в развивающихся яйцах совершенно изменяют на промежуточных стадиях свою способность к окраске, и, тем не менее, мы их считаем теми же органами только потому, что мы наблюдаем непрерывность изменения формы, тождество скелета. О функции постоянных органов клетки мы также знаем очень мало; повидимому, один и тот же клеточный орган может менять свою функцию, и центральные тельца, например, то управляют митотическим делением клетки, то определяют структуру спермия. Я сказал бы, что постоянным и определенным во всех этих случаях является лишь скелет данного органа: хотя в состоянии жела он и может менять свою форму, но он меняет ее непрерывно, и эта непрерывность может быть установлена наблюдателем. Если можно говорить о сравнительной цитологии, то в этой науке главной и чуть ли не единственной главой в течение долгого времени будет сравнительная морфология клеточного скелета.

* * *

В естествознании значение каждого учения, каждого воззрения определяется не только тем, поскольку оно объясняет уже известные в науке факты, но также тем, поскольку оно может содействовать открытию новых фактов. Этот элемент предсказания присущ не только тем или иным теориям в области точных наук: механики, физики и химии, но также и таким биологическим учениям, как одухотворенная эволюционной теорией сравнительная анатомия, которая позволяет исследователю на основании какого-либо отдельного признака неизвестной формы определять организацию последней. И чем более пригодно то или иное научное воззрение для предсказания неизвестных фактов, тем более оно достоверно и тем более его значение как рабочей теории. Я думаю, что развитое в настоящей работе представление о твердом клеточном скелете дает в широких размерах материал для предсказаний. Каждый раз, как мы видим клетку или часть клетки, обладающую определенной формой или способную к определенным упорядоченным движениям, мы должны предвидеть здесь существование скелетных образований, и даже более того, мы можем, часто не видя никакого скелета, заранее предсказать, какую форму он имеет. При моих исследованиях над формой спермиев ракообразных и над другими объектами подобные предсказания мне неоднократно удавались. И я думаю, что всякий исследователь, который поставит своей задачей изучить скелет того или иного рода клеток, будет часто сначала угадывать строение этого скелета, а затем отыскивать его при помощи мацерационных и осмотических методов или прибегая к окрашиванию. И я уверен, что на этом пути он найдет широкое поле для плодотворных исследований.

# III. ИССЛЕДОВАНИЯ О ФОРМЕ КЛЕТОК

## II

## СКЕЛЕТ ГОЛОВКИ СПЕРМИЕВ ЖИВОТНЫХ

В первой части настоящей работы я подробно развивал идею о том, что каждая клетка представляет собой каплю жидкой протоплазмы, которой придает ту или иную отличную от шарообразной форму скелет, состоящий из твердых волокон; и что, с другой стороны, жидкая протоплазма сама способна исключительно к неупорядоченным, амебообразным движениям, которые могут превратиться в упорядоченные лишь благодаря наличию твердого скелета. Со времени появления моей работы эти простые положения уже были привлечены кое-где для объяснения различных морфологических фактов (Шуберг, 1906; Р. Гольдшмидт, 1907), а также для анализа внешней формы и движений протистов (М. Гартман, 1907 и др.). Поставив себе задачу применить вышеуказанные принципы к объяснению разнообразной формы клеток и различных упорядоченных движений, я обратил внимание прежде всего на спермии и в частности на форму их головки. Этот объект представляет много преимуществ. Во-первых, форма головки спермиев постоянная, не изменяющаяся при движении, так что здесь отпадает вопрос о так наз. «сократимых» волокнах. Во-вторых, в различных случаях эта форма очень разнообразна: мы встречаем шаровидные, цилиндрические, винтообразные и т. д. головки спермиев. В-третьих, спермии представляют собой свободные клетки, на их форму не влияет давление со стороны других клеток, и в связи с этим они особенно легко доступны наблюдению в живом состоянии и экспериментам по влиянию внешних химических и физико-химических факторов. В-четвертых, большая часть головки спермиев состоит из хроматинового вещества, которое по своей способности к окраске резко отличается от скелетных фибриллей; это обстоятельство значительно упрощает технику.

[1] Напечатано на немецком языке под заглавием: Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfsskelett des tierischen Spermiums. Archiv für Zellforschung, Bd. 11, 1908, p. 1—65, с 18 рис. в тексте и 5 цветными таблицами, которые в настоящем издании частью опущены, а частью перерисованы и включены в текст.



Существенное преимущество представляет данный объект также и в том отношении, что оказывается возможным вести работу в любом месте и в любое время года: всегда и везде можно найти зрелые спермии разных видов в достаточном количестве. Я начал настоящую работу летом 1905 г. в Полтавской губернии, где я изучал спермии различных сухопутных и пресноводных животных. Большую часть описываемых ниже спермиев морских животных я исследовал на Зоологической станции в Севастополе, где работал в феврале—апреле 1906 г. и в январе 1907 г. Моя работа была закончена в течение шестинедельного пребывания на Зоологической станции в Неаполе летом 1907 г. Пользуюсь случаем выразить мою сердечную благодарность дирекциям обеих зоологических станций за постоянное любезное содействие моей работе.

Главные результаты этой работы я опубликовал в журнале Biologisches Zentralblatt, т. 26, № 23. Но, конечно, в предварительном сообщении я мог упомянуть лишь об очень немногих из изученных мной форм и, естественно, должен был ограничиться лишь небольшим числом рисунков. Целью настоящей работы является дать дальнейшие доказательства в пользу моего объяснения происхождения клеточной формы, и поэтому я описываю большое число объектов и привожу значительное количество рисунков. Но при выборе и тех и других я всегда стремился устранить излишнее. При изучении столь богатого разнообразием объекта, как спермии, я часто наталкивался на новые интересные явления, но упоминаю здесь только о тех из них, которые стоят в непосредственной связи с проблемой возникновения клеточной формы. Поэтому я избегаю простых описаний, которые интересны лишь как таковые, а не как объяснения явлений. С другой стороны, я не вдаюсь здесь в объяснения сравнительноморфологического характера и оставляю в стороне проблему гомологии описываемых мной элементов. Рассматриваемая мной здесь проблема имеет чисто биофизический характер.

Такое ограничение рассматриваемого мной материала определяет и мое отношение к богатой и разбросанной литературе о спермиях. Моя работа необычайно разрослась бы, если бы я по поводу каждого из описываемых мной спермиев делал сводку всех имеющихся в литературе данных о строении и развитии этих спермиев, тем более что эти данные имеют по большей части или чисто описательный или сравнительноморфологический характер.

Работа моя распадается на пять отделов: после того как в первом отделе я излагаю методы исследования, во втором я перехожу к описанию скелета головки типичных жгутиковых спермиев животных; в третьем отделе я затрагиваю вопрос о химическом составе скелета и, наконец, в четвертом и пятом, являющихся дополнительными, я говорю о существенно уклоняющихся от нормального типа спермиях некоторых Crustacea, Turbellaria и Arachnoidea.

## 1. Методы исследования

I. Настоящая работа основана на изучении живых спермиев. Я снова имел возможность убедиться в том, что изучение живых объектов с сильными увеличениями должно быть основным методом для всякой точной цитологической работы, так как всякое фиксирование и окраска влекут за собой изменение структур. Результаты всякой реакции для нас имеют значение лишь в том случае, если мы можем проследить весь ее ход и знаем промежуточные стадии между исходным и концевым пунктами. А при этих условиях мы не должны бояться размеров вызываемых этими реакциями изменений. Грубая, но более или менее понятная для нас реакция часто имеет для нас большее значение, чем едва заметное, но непонятное изменение. Так, при изучении белковых тел их сжигание, плавление с щелочами или кипячение с кислотами оказываются более поучительными, чем денатурация путем незначительных изменений температуры или при простом стоянии. На этом основании при изучении тончайших структур спермиев я не боюсь прибегать к таким методам, которые многим цитологам показались бы недопустимо грубыми, и спокойно описываю результаты обработки крепкими щелочными растворами или неразбавленными минеральными кислотами; с другой стороны, изучение разрезов через спермии, фиксированные при помощи тончайших общепризнанных методов, оказалось для моих целей мало пригодным.

Для изучения живых неизмененных спермиев необходимо исследование их или в той жидкости, в которой они живут, или в кровяной, соответственно лимфатической сыворотке того же животного, или, наконец, в искусственных изосмотических растворах. Последних по большей части трудно избежать, так как у большинства в особенности мелких животных не удается получить достаточного количества кровяной, соответственно лимфатической жидкости. Для морских беспозвоночных и низших морских рыб морская вода в качестве «физиологического» раствора дает превосходные результаты. Она может быть также иногда заменена изосмотическими растворами поваренной соли, калийной селитры или сахара—химический состав растворенного вещества в нашем случае может не играть существенной роли. Для пресноводных и сухопутных животных необходимо сначала установить изосмотичность растворов экспериментальным путем, изучая влияние растворов различной крепости и выбирая из них такие, в которых спермии всего дольше сохраняют свою подвижность и способность реагировать на плазмолитическую реакцию. Обычно физиологическим оказывается раствор NaCl в пределах между 0,5 и 1%, чем практически оправдывается теоретически совершенно неправильное положение, будто 0,75% раствор поваренной соли для всех организмов является «физиологической» жидкостью. Это тем более подтверждается, что результаты незначительного отступления от нормального для спермиев осмотического давления не могут быть подмечены наблюдением. Жизнеспособность некоторых спермиев прямо изумительна. Так, спермии жука-носорога сохраняют в полной мере свою подвижность в 2% растворе среднего лимоннокислого калия (соответствует приблизительно 1% раствору NaCl) в продолжение целой недели и гибнут, повидимому, только благодаря бактериям, которые размножаются в большом количестве. В более разведенных растворах подвижность прекращается ранее, но в 1,5% растворе многие спермии еще на седьмой день оказываются чувствительными к плазмолитической реакции, т. е. свертываются в шары при переносе в дестиллированную воду.

II. Изменение осмотического давления во многих случаях является также экспериментальным методом высокой важности. При помощи этого метода можно убедиться в том, что скелет спермиев оказывается внутренним. В гипотонических растворах от поверхности отщепляется полупроницаемая перепонка, и спермий принимает шарообразную форму (см. второй отдел настоящей работы). С другой стороны, в гипертонических растворах спермии заметно суживаются, и скелетные волокна выступают как ребра на исхудавшем позвоночном животном. Оба процессамогут быть легко прослежены в постепенной последовательности, если сменять растворы различной крепости или давать воде медленно испаряться под покровным стеклом. Постепенное набухание спермиев можно наблюдать, если поместить их в изосмотический раствор мочевины или глицерина, так как эти вещества очень медленно проникают через полупроницаемую перепонку, а когда снутри и снаружи от последней окажется раствор глицерина или мочевины одинаковой крепости, то получаются те же условия, как при действии дестиллированной воды, т. е. спермии принимают шарообразную форму. Плазмолитическая реакция как правило обратима, т. е. спермий, изменивший свою форму, оказывается в состоянии при возвращении в нормальные осмотические условия принять свой прежний вид. Вместе с тем эта реакция является прижизненной: в изосмо-

тических растворах спермии оказываются подвижными, хотя бы перед этим они побывали в гипо- или гипертонической жидкости.

III. Уже необратимой посмертной реакцией является набухание спермия. Когда после отмирания под воздействием того или иного яда окружающая спермий полупроницаемая плазматическая оболочка становится вообще проницаемой, то с этого момента вода со всеми растворенными в ней веществами получает доступ внутрь спермия; таким образом становятся возможными различные физические и химические реакции между составными частями спермия, с одной стороны, и проникающими сюда растворами—с другой, что с своей стороны имеет в результате увеличение объема спермия. Так как в течение этого процесса твердый скелет спермия остается более или менее неизмененным, то связанное с увеличением объема изменение формы может нам открыть элементы скелета в таких пунктах, в которых они не заметны на живом, неизмененном спермии. Отмирание полупроницаемой перепонки может быть вызвано действием слабых кислот и щелочей, а также большинства фиксирующих жидкостей, если только применяемый раствор достаточно разведен: в крепких растворах, вызывающих свертывание белка, вместо разбухания происходит фиксация, так как белковые тела свертываются и образуют искусственный мешающий набуханию скелет. Весьма удобным средством вызвать набухание спермия является применение крепких растворов анилиновых и азокрасок, например, триацида по Бионди (метилгрюн-оранж-рубин по рецепту Мевеса в Энциклопедии микроскопической техники). Для получения более интенсивной окраски можно рекомендовать промывку очень слабой уксусной кислотой. Если под покровное стекло к живым спермиям прибавить слегка подкисленного слабого раствора Бионди, то окраска происходит на глазах у наблюдателя, причем ядро окрашивается в зеленый цвет, а перфораторий, шейка и хвост—в красный. Пока ядро не разбухло, скелет головки или совсем не окрашивается или окрашивается очень слабо. Но если мы прибавим под покровное стекло к окрашенным таким образом или к вовсе неокрашенным еще живым спермиям каплю крепкого раствора Бионди, то головка спермия сразу значительно разбухает, хроматин жадно впитывает, адсорбирует краску и принимает уже не зеленую, а грязноватую окраску. Теперь становятся хорошо видны разошедшиеся при этой обработке интенсивно-красные скелетные волокна. Реакция протекает более или менее постепенно на глазах у наблюдателя. Промывка в чистой воде уже не восстанавливает прежней формы.

IV. Очень поучительные результаты дает в некоторых случаях обработка спермиев крепкими щелочными растворами



и неразбавленными минеральными кислотами. Целью такой обработки является растворение тех или иных частей клетки, причем скелетные волокна остаются нерастворенными. Обычно я провожу под покровным стеклом, где находятся спермии, попеременно щелочь, воду, кислоту, затем снова воду, щелочь и т. д., оставляя реактивы действовать более или менее долгое время—иногда до суток. Обычно удается проследить изменения на одном и том же спермии, не упуская его из виду. Если производить обработку щелочами и кислотами целой массы спермы не под микроскопом, то по большей части получаешь мало пригодный для микроскопического исследования материал, так как изолированные таким образом клеточные скелеты оказываются чрезвычайно ломкими, и часто удается перенести на предметное стекло лишь сильно изуродованные обломки.

V. Так как при заключении препаратов в канадский бальзам теряется много деталей, я был вынужден рассматривать их исключительно в воде, что, однако, не помешало мне сохранять такие препараты. Для этого я высушивал спермии на покровном стекле, что удавалось сделать, не вызывая их деформации, в особенности если предварительно обработать их парами осмиевой кислоты. Высушенные покровные стекла можно сохранять неизменными долгое время и позднее использовать для дальнейшей обработки. Для окраски они оказываются пригодными не менее, чем свежеприготовленные препараты, и подобно последним разбухают в крепком растворе Бионди. Однако в некоторых случаях фиксированные в парах осмиевой кислоты спермии утрачивают способность к разбуханию—вероятно, вследствие выпадения искусственного связного скелета они оказываются фиксированными.

## 2. Полупроницаемая оболочка спермия

Головка спермия одета полупроницаемой перепонкой, которая продолжается непрерывно на шейку и хвост. Эта перепонка настолько тонка, что на фиксированных и окрашенных препаратах никак не удается убедиться в ее существовании. Но тем яснее выступает она при плазмолизе. Если перенести спермий в гипотонический раствор, то вода протекает под перепонку и вздувает ее пузырем. На рис. 1a, b представлены два спермия улитки Helix nemoralis, у которых произошло такое вздутие. Хроматиновая часть головки у улитки обвита тремя заметными и на живом объекте эластическими спиральными нитями. Они придают хроматиновой массе цилиндрическую форму, и снаружи к ним при нормальных условиях тесно примыкает полупроницаемая оболочка. Под влиянием гипотонического раствора полупроницаемая перепонка отстает от скелетных волокон

и вздувается пузырем, так что между нею и хроматином возникает вакуоля. Никакого набухания хроматиновой массы при этом не наблюдается: или сама она не обладает полупроницаемостью и отдает свободно избыток солей в окружающую вакуолю, или же мы должны предположить, что хроматин (ядро) представляет самостоятельную осмотическую систему, но внутреннего тургора ядра недостаточно для того, чтобы преодолеть сопротивление эластических скелетных нитей и вызвать разбухание хроматина. Рис. 1 *b* иллюстрирует тот факт, что полупроницаемая перепонка переходит непрерывно с головки на хвост. При повышении осмотического давления в окружающей среде перепонка снова прилипает к скелету, и вакуоля исчезает.

Рис. 2 *a—d* представляет четыре последовательных стадии плазмолиза спермиев медведки (Gryllotalpa). В изотоническом растворе (*a*) спермий оказывается длинной нитью, на переднем конце которой головка выступает лишь в виде незначительного утолщения, заканчивающегося перфораторием. Концевой отдел хвоста представляет собой тонкую прямую нить. Начальный момент плазмолиза в гипотоническом растворе изображен на рис. 2 *b*. Проникшая под полупроницаемую оболочку вода вызвала образование пузыреобразной вакуоли в области шейки. По мере роста эта вакуоля или лопается или же вызывает отслоение полупроницаемой оболочки в области хвоста или головки. Однако этому отслоению препятствует эластичность твердого скелета, и результат зависит от того, которая из двух действующих в противоположном направлении сил, эластичность

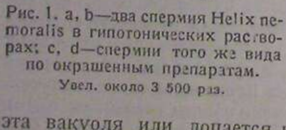


Рис. 1. a, b—два спермия Helix nemoralis в гипотонических растворах; c, d—спермии того же вида по окрашенным препаратам. Увел. около 3 500 раз.



скелета или прочность растягиваемой тургором оболочки, возьмет перевес. Если уступит скелет, то он закручивается кольцами под поверхностью вздувшейся перепонки. На рис. 2 *c* видно, как полупроницаемая перепонка стянулась с большей половины хвоста и только головка и концевая нить высовываются свободно На рис. 2 *d* головка также вовлечена в процесс, и ее полупроницаемая перепонка принимает участие в образовании оболочки вакуоли. Только кольцевая нить хвоста противится до самого конца скручиванию и остается в виде прямой непо-

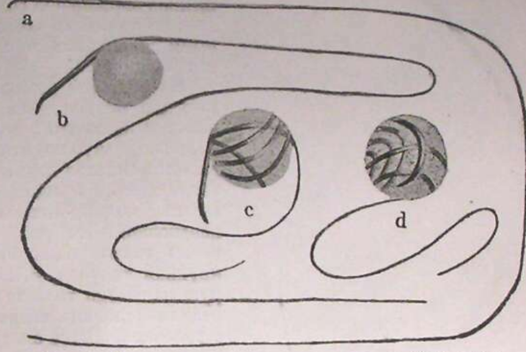



Рис. 2. Четыре стадии плазмолиза спермия Gryllotalpa. Увел. около 1500 раз.

движной нити: на рис. 2 *c* и 2 *d* она изображена согнутой лишь для экономии места. Возможно, что концевая нить совсем лишена полупроницаемой перепонки, а может быть, она не включается в образование вакуоли только благодаря своей высокой эластичности.

На рис. 3 изображен спермий тритона в дестиллированной воде: большая часть хвоста свернулась в клубок с многочисленными оборотами внутри большой шарообразно вздутой вакуоли. Из вакуоли выступает только filum terminale и передняя часть с головкой и шейкой. На последней заметна еще другая вакуоля, возникшая путем отставания полупроницаемой перепонки в области шейки и при основании головки. В этом случае представляет большой интерес то обстоятельство, что мерцательная перепонка хвоста продолжает энергичные движения внутри вакуоли. Отсюда мы можем вывести, что полупроницаемая оболочка хвоста не принимает никакого участия в его

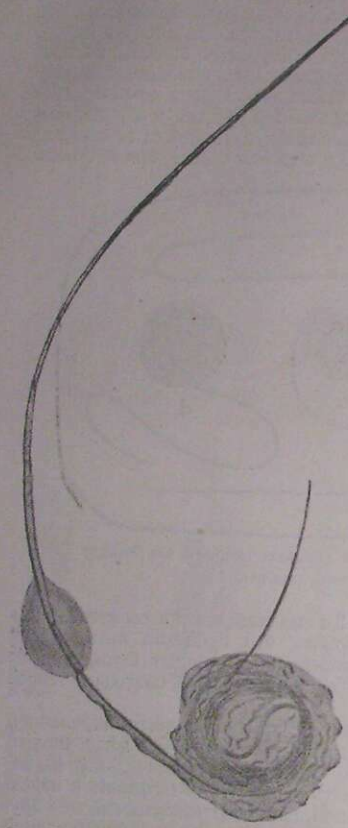


Рис. 3. Спермий тритона Molge cristata в дестиллированной воде.
Увел. около 1500 раз.

движении. При повышении осмотического давления спермий снова развертывается.

Рис. 4 представляет спермии беззубки (Anodonta). На рис. 4 *a* изображен спермий при нормальных условиях с его сплющенной нормальной головкой, несколькими «хвостовыми шариками» и с filum terminale.

На рис. 4 *b* возникли уже две вакуоли—на головке и на хвосте; в последнюю вакуолю втянулась и концевая нить, которая здесь, очевидно, покрыта полупроницаемой перепонкой. На рис. 4 *c* видна только одна более крупная вакуоля, в которую включена только передняя половина спермия с головкой. Здесь следует отметить, что и ядро само приняло шарообразную форму, очевидно, оно представляет в данном случае самостоятельную осмотическую систему, внутренний тургор которой превысил сопротивление эластического скелета. Для другого возможного объяснения, а именно что здесь ядерный скелет по каким-то причинам разрушился и хроматиновая жидкость приняла форму шарообразной капли, нет никаких оснований, так как нельзя указать каких бы то ни было причин, которые обусловливали бы такое разрушение скелета. Этот вопрос можно было бы легко разрешить, повысив осмотическое давление в окружающей среде: если в этом случае скелет головки сохранился, то спермий должен был бы снова развернуться, и его головка должна была бы принять прежнюю форму. К сожалению, я не произвел такого контрольного эксперимента с данным спермием, а другого такого же случая не попадалось.



Рис. 4 *d* изображает два спермия, которые на моих глазах столкнулись своими вакуолями, причем последние тотчас же слились как два мыльных пузыря. Этот факт доказывает еще

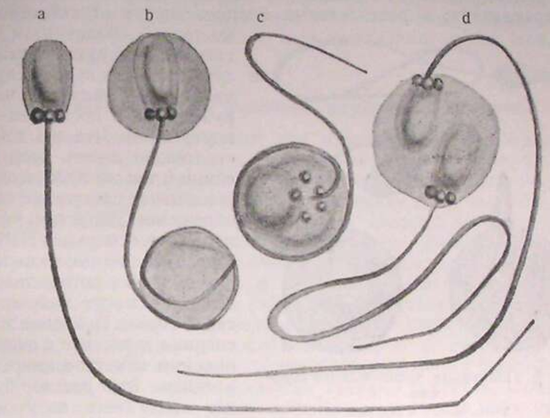



Рис. 4. Плазмолиз спермиев Anodonta.
Увел. около 4 000 раз.

убедительнее, что сама полупроницаемая перепонка не имеет определенной формы.

На рис. 5 *a—d* мы можем проследить различные стадии плазмолиза человеческих спермиев, которые были положены на 24 часа в $^1/_3$ нормального раствора мочевины. Оболочка различных спермиев, очевидно, по-разному проницаема для мочевины. На рис. 5*a* спермий еще совсем не плазмолизирован (на рисунке он изображен свернутым в петлю только для экономии места). На рис. 5*b* образовалась вакуоля в форме двояковыпуклой чечевицы, вокруг которой обернулся в несколько колец хвост, но головка и концевая нить высовываются свободно. На рис. 5*c* вакуоля увеличилась в размерах, но головка еще свободна, и ее полупроницаемая перепонка не отслоилась. Наконец, в *d* и головка втянулась в вакуолю, и теперь уже вся

полупроницаемая перепонка спермия принимает участие в образовании вакуоли.

Я обозначаю вышеописанный процесс плазмолизом, так как здесь действительно происходит отслаивание протоплазматической перепонки. Могло бы показаться, что между этим процессом и обычным плазмолизом растительных клеток существует глубокая разница: в первом случае явление происходит в гипотоническом, а во втором—в гипертоническом растворе. Но ведь и отслаивание происходит в противоположных направлениях: в растительных клетках внутрь от скелетной клеточной оболочки, а в спермиях кнаружи от скелета, так как в первом случае скелет является наружным, а в последнем—внутренним. Что мы действительно имеем дело с одним и тем же процессом, показывает следующее соображение. Допустим, что, например, в спермиях Helix (рис. 1) скелетные волокна головки абсолютно тверды и не могут изменить своей формы. Поместим эти спермии в раствор с очень высоким осмотическим давлением. Этот раствор будет вытягивать воду из хроматиновой массы головки, и она будет стремиться стянуться. Если скелетные нити действительно настолько тверды, что не могут переместиться, то окруженный полупроницаемой оболочкой хроматин оторвется от скелетных нитей и кнутри от них свернется в шар: это было бы совершенно таким же явлением, как при плазмолизе растительных клеток. Однако в спермии улитки такого явления произойти не может: головка при повышении осмотического давления действительно стягивается, но спиральные нити закручиваются вместе с нею и лишь более ясно выступают в виде ребер.

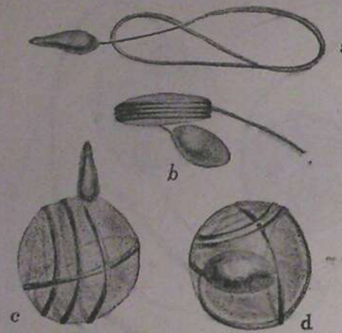


Рис. 5. Плазмолиз человеческого спермия.
Увел. около 3 500 раз.

Плазмолиз является прижизненной реакцией: при отмирании спермия поверхностная плазматическая оболочка теряет свою полупроницаемость, и гипотонические растворы уже не в состоянии вызвать ошаривание спермия, а спермий, превратившийся ранее в шар, по отмирании оболочки снова выпрямляется благодаря эластичности своего скелета. Мы получаем, таким образом, очень точный способ определить момент смерти спермия. Неподвижность спермия еще не есть доказательство его смерти, так как в гипертонических растворах он обычно теряет на-время способность двигаться, но это лишь временное явление, и обычно достаточно изменить осмотическое давление, чтобы восстановить подвижность спермия. Часто мне удавалось устанавливать сохранность полупроницаемой перепонки, а стало быть и жизнь в таких спермиях, которые по своей неподвижности казались мне совершенно мертвыми. Поэтому я очень горячо рекомендую прибегать к такому методу при таких исследованиях, когда надо установить точно момент смерти спермия.



### 3. Головной скелет типичных жгутиковых спермиев

Головка спермия состоит, как известно, из двух отделов: острия и главной части, которая может быть названа также ядерной. В живом спермии обе эти части представляют по большей части неделимое целое, и граница между ними часто совсем незаметна. Но при окраске по Бионди красный перфораторий резко отделяется от зеленой ядерной части. При объяснении формы головки спермия я исхожу из того предположения, что хроматин находится здесь в жидком аггрегатном состоянии и что здесь мы имеем перед собой если не настоящий хромосол, то хроможел с преобладающими жидкими свойствами. Я допускаю, что предоставленный сам себе, т. е. свободный от твердого скелета хроматин должен принять форму шарообразной капли. Но он сдерживается твердым скелетом, который благодаря своей эластичности придает капле ту или иную определенную внешнюю форму. Если объем хроматиновой капли при плазмолизе или при разбухании увеличивается, то она стремится растянуть эластический скелет, и тогда головка принимает форму, промежуточную между шарообразной и той, которая обусловлена естественным состоянием твердого скелета. При плазмолизе, как выше было указано, вздутие головки в шар происходит лишь в редких случаях (ср. рис. 4 *c*), гораздо чаще—при разбухании. Ниже будет описан целый ряд таких случаев, когда разбухающий хроматин стремится принять шарообразную форму, что, по моему мнению, указывает на его преимущественно жидкое аггрегатное состояние. Кроме того, разбухающий хроматин нередко обнаруживает ясную ячеистую структуру, причем мелкие вакуоли имеют типичную обусловленную взаимным давлением полигональную форму, между тем как более крупные могут иметь вид шарообразных вакуолей (рис. 6; ср. также рис. 26 на цветной таблице.). Так как никакие твердые части не препятствуют образованию этих

вакуолей, то я вижу в этом лишнее доказательство того, что хроматин находится в жидком аггрегатном состоянии [1].

При поисках скелета, который заставляет хроматиновую каплю принимать определенную форму, мы прежде всего дол-

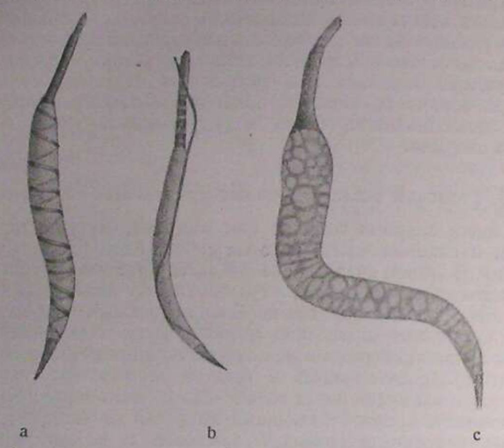



Рис. 6. Зрелые спермии петуха, более или менее разбухшие в растворе Бионди.

а—видна одна спиральная нить (на препарате ярко красная), но легкий винтовой изгиб головки свидетельствует о наличии неокрашенной продольной нити; b—видна только продольная нить; с—ясная ячеистая структура разбухшей хроматиновой (на препарате зеленой) массы. Увел. около. 3 500 раз.

жны отбросить мысль, что эта роль может быть приписана наружной полупроницаемой оболочке, так как последняя сама не имеет определенной формы и при отслаивании ее никакого

[1] Высказываемое здесь на основании опытов утверждение, что хроматин в головке спермиев находится преимущественно в жидком аггрегатном состоянии, ни в коем случае не ведет к отрицанию наличия в головках прочных хромосомных структур, являющихся носителями наследственных свойств. В последних статьях настоящего выпуска я подробно развиваю ту мысль, что окрашивающее вещество ядра—хроматин или тимонуклеиновая кислота—никакого отношения к передаче наследственных свойств не имеет, а служит лишь для защиты тончайших «наследственных молекул» или генонем. Эти последние являются, конечно, очень стойкими образованиями, но они очень тонки и притом не связаны между собой в единый общий скелет ядра, так что они не могут мешать хроматину проявлять признаки жидкого аггрегатного состояния и свободно могут поместиться в перекладинах вакуолей или же переместиться к самой поверхности хроматина при его разбухании. (*Примеч. автора к настоящему изданию*).



изменения формы головки не наблюдается. С другой стороны, нет никаких оснований думать, что поверхностный слой хроматина превращен в твердую кору, которая сдерживает внутреннюю жидкую каплю. Вообще нет никаких данных, которые позволяли бы нам говорить о хроматиновом скелете. Но во всех без исключения исследованных мной спермиях я находил между хроматином и полупроницаемой оболочкой волокна, состоящие из своеобразного вещества, которые после окрашивания по Бионди резко выделяются своим ярким красным цветом на зеленом фоне ядра. Ниже эти волокна описываются подробно для различных родов спермиев, и приводятся доказательства того, что мы имеем здесь дело со скелетными волокнами, определяющими форму головки.

По своей внешней форме головки спермиев делятся на две главных группы: 1) удлиненные и 2) короткие, длина которых приблизительно равна ширине. С своей стороны, длинные головки могут быть или прямыми, или штопорообразно закрученными; весьма распространенной оказывается также промежуточная форма: слегка изогнутые головки, спиральный изгиб которых составляет менее целого оборота винта. Возможно, что совершенно прямых головок вовсе не существует и все они в большей или меньшей степени винтообразны.

Тип слабо извитой головки спермия мы находим у аксолотля. На рис. 7а изображена головка живого спермия, взятого из семяпровода самца и быстро движущегося поступательно. Головка представляет собой серпообразно изогнутый удлиненный конус, основанием своим продолжающийся в шейку, а узким передним концом переходящий в острие. Хроматиновая масса сдерживается здесь двумя эластическими волокнами, одно из которых я называю продольным, а другое—спиральным. Последнее образует многочисленные, тесно сближенные между собой обороты; в живом спермии эти обороты по всей вероятности почти совершенно соприкасаются друг с другом и образуют таким образом полый цилиндр или, точнее, конус, выполненный хромосолом. Этого спирального волокна было бы, вероятно, достаточно, чтобы определить конусовидную форму головки. Но, во-первых, в этом случае длина головки, вероятно, подвергалась бы колебаниям: при расхождении спиральных оборотов головка значительно удлинялась бы, и требовалась бы особенно высокая эластичность [1] спирали, чтобы воспрепятствовать подобному изменению формы.

[1] Я снова обращаю внимание на то, что в термин «эластичность» здесь, как и в своих предшествующих работах, я вкладываю чисто физическое понимание, а именно подразумеваю под ним «сопротивление изменению формы», а вовсе не «растяжимость», с которой эластичность часто смешивается в разговорной речи.

Но, с другой стороны, наличие спирального волокна никак не могло бы объяснить искривления головки спермия. Эти две функции, т. е. закрепление постоянной длины головки, с одной стороны, и изгиба ее — с другой, принимает на себя второе скелетное волокно — продольное. На рис. 7 *b* представлен спермий аксолотля, сильно набухший в растворе Бионди. Вследствие разбухания хроматина обороты спиральной нити разошлись, и весь хроматиновый конус значительно вытянулся в длину, отстал от продольной нити, которая первоначально сдерживала его по длине, и обернулся вокруг нее в несколько винтовых оборотов. Функция каждой из этих двух нитей выступает здесь особенно ясно. На рис. 7 *c* изображена одна продольная скелетная нить, выделенная путем последовательного действия на спермий едкого кали, воды и концентрированной серной кислоты.




Рис. 7. Спермии аксолотля.
a — живой неизмененный; b — разбухший в крепком растворе Бионди; c — обработанный 35% раствором KOH и конц. $H_2SO_4$. Увел. около 1 500 раз.

На окрашенных по Бионди слабо набухших спермиях аксолотля и тритона спиральная нить видна только местами. Кое-где спиральные завитки так тесно сближены друг с другом, что почти сливаются в сплошной цилиндр; в других же местах они ясно отходят друг от друга и тогда распадаются на отдельные зернышки. В тех местах головки, где не произошло никакого разбухания, спиральной нити или вовсе не видно или она едва намечается.



Ту же структуру, как в спермиях аксолотля, мы встречаем также у земляного червя (рис. 8 *a*—*d*). Головка живого спермия

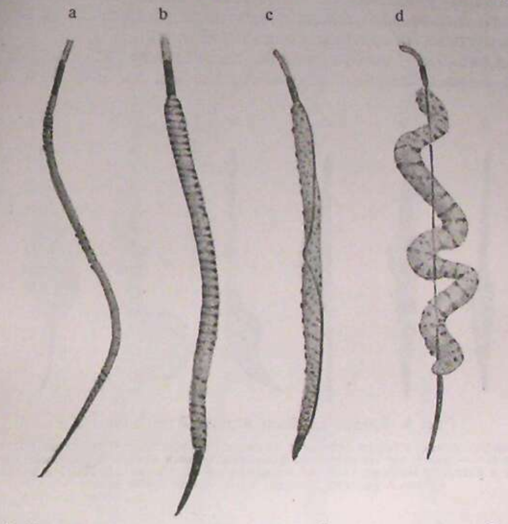



Рис. 8. Зрелые спермии земляного червя, более или менее разбухшие в крепком растворе Бионди. Черным и темным цветом передана красная и розовая окраска препарата, светлым оставлен хроматин, окрашенный на препарате в зеленый цвет.
Увел. около 3 500 раз.

образует здесь почти полный спиральный завиток и сохраняет такую форму также и на фиксированных в парах осмиевой кислоты и окрашенных слабым раствором Бионди препаратах (рис. 8 *a*). На поверхности тонкого хроматинового цилиндра кое-где выдаются окрашенные в красный цвет полоски и ряды зернышек, следы лишь частично окрасившейся спиральной нити. В более крепких растворах Бионди происходит сильное набухание головки, и спиральная нить окрашивается почти по всей длине (рис. 8 *b*). На рис. 8 *c* заметен уже далеко зашед-

ший распад спиральной нити на зернышки. Освободившийся от спиральной нити хроматиновый цилиндр, вероятно, лишь потому не превращается в шар, что хроматин затвердевает при фиксации. Продольная нить видна здесь ясно, ее изгиб и обусловливает, повидимому, изгиб головки живого спермия. Наконец, на рис. 8 *d* наступает то же явление, которое мы уже наблюдали у аксолотля: продольная нить отпала от удлиненного сильно разбухшего хроматинового цилиндра с широко раздвинутыми оборотами спиральной нити.

На рис. 9 *a—f* изображены более или менее разбухшие в растворе Бионди спермии медузы Aurelia aurita. Рис. 9 *a* пред-

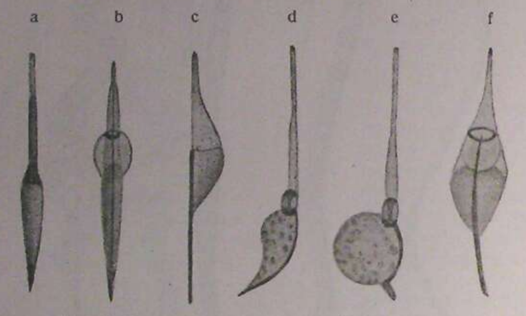



Рис. 9. Зрелые спермии медузы Aurelia aurita.

a—c—фиксированные в парах осмиевой кислоты и окрашенные крепким раствором Бионди; d—e—один и тот же спермий, фиксированный в сулеме и постепенно разбухающий в растворе Бионди; f—после осмирования обработан 1% KOH и помещен в крепкий раствор Бионди. Увел. около 3 500 раз.

ставляет наименее деформированный спермий. Слабо окрашенный в розовый цвет ободок головки соответствует или полупроницаемой перепонке или начинающему окрашиваться конусу спиральной нити. На остальных рисунках ясно заметна продольная нить, в то время как от спиральной нити лишь кое-где остаются слабо окрашенные зернышки (рис. 9 *d* и 9 *e*). Хроматиновая капля все более и более разбухает и, наконец, принимает шарообразную форму, что возможно лишь после растворения спирали (рис. 9 *e*). Интересно, что сопротивление, оказываемое остающейся продольной нитью, преодолевается здесь двояким образом: или продольная нить обвертывается по поверхности шарообразной хроматиновой капли (рис. 9 *e* и 9 *d*) или же сама капля скользит вдоль продольной нити к основанию головки и к шейке (рис. 9 *c* и 9 *f*).



У муравья (рис. 10 *a—h*) головка спермия слегка изогнута. Мы находим здесь снова те же две скелетные нити, и как в предшествующих случаях обе не всегда одновременно видны. Только на рис. 10 *c* и 10 *f* можно различать на одном и том же

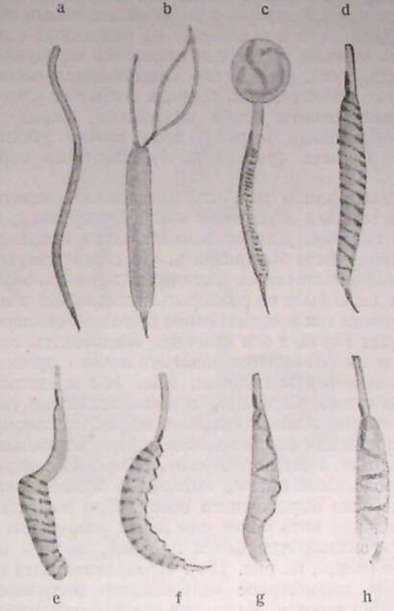



Рис. 10. Зрелые спермии муравья, окрашенные в крепком растворе Бионди.

a и b—после предварительной фиксации в парах осмиевой кислоты; c—после пребывания в дестиллированной воде; d—h—непосредственно перенесены в краску. Увел. около 3 500 раз.

спермии и продольную и спиральную нити; на рис. 10 *e* спиральная нить видна на разбухшей части головки, а продольная—на той, которая осталась тонкой. На рис. 10 *d* окрашена только спиральная нить. Трудно с определенностью решить, какой из двух скелетных нитей соответствует извитая ярко окрашенная нить на рис. 10 *g* и 10 *h*: развернутой спиральной нити или закрученной продольной. Так как продольная нить, как показывает рис. 10 *f*, обнаруживает наклонность скручиваться

спиралью, то я склонен думать, что и на двух последних рисунках окрашена именно продольная нить. Что в некоторых случаях и при разбухании головки нити случайно могут не окрашиваться, показывает рис. 10 *b*.

До сих пор я описывал в головке спиральную нить как единственную и непрерывную с тесно сближенными оборотами. Возможно однако, что в некоторых из описанных случаев налицо имелись не одна, а две или несколько чередующихся между собой спиралей. Иногда это чередующееся расположение спиралей легко выявить, как, напр., в спермиях улитки, у которых головка обвита тремя спиралями; наряду с ними имеется и продольная нить. В этом можно убедиться как на живых спермиях (рис. 1 *a*, *b*), так и на окрашенных (рис. 1 *c*, *d*).

Мы уже говорили о том, что продольная скелетная нить кроме длины головки определяет еще один признак, а именно искривление головки. Для объяснения этого искривления головки достаточно было бы признать, что соответствующая кривизна является естественным состоянием продольной скелетной нити. Можно было бы и не разбираться подробнее в причинах, обусловливающих такое естественное состояние скелетной нити, но в некоторых случаях эти причины оказывается возможным установить, и их объяснение помогает понять происхождение штопорообразной формы головки. Рис. 11 *a* представляет головку спермия змеи Coronella, причем скелетные нити нанесены на очертания живого спермия по окрашенному препарату. Цилиндрическая форма головки определяется, как обычно, спиральной нитью, а штопорообразный изгиб ее соответственно изогнутой продольной нитью, которая в живом спермии выдается в виде ясно выраженного ребра. При разбухании хроматина спиральная нить более или менее разрушается, а продольная нить оказывается более прочной, хотя и не всегда окрашивается (напр., на рис. 11 *c*). Продольная нить все время сохраняет свое характерное искривление и только обычно еще более закручивается. Даже при столь интенсивном разбухании хроматина, как на рис. 11 *d*, продольная нить препятствует хроматиновой капле принять шарообразную форму. Хроматиновая капля только в том случае становится шаром, если весь наполовину разрушенный скелет сворачивается на сторону, но и здесь продольная нить сохраняет свою кривизну. Причина ее искривления ясна из рис. 11 *e*, где мы видим, что она составлена из двух нитей: одной тонкой и другой широкой лентообразной. Допустив, что эти нити как-то связаны между собой и одна короче другой, мы поймем и штопорообразную форму продольной нити. Хотя у меня и нет непосредственных наблюдений, я считаю вполне возможным, что искривленная



форма головки многих змей, ящериц и птиц объясняется точно таким же образом, как у Coronella.

Интересные переходы штопорообразной формы головки спермия к прямой мы можем наблюдать у ската Raja clavata (рис. 12 и 13). Весь спермий, как его можно видеть в живом состоянии, изображен на рис. 13 *a*. Мы узнаем здесь длинное острие (лишь

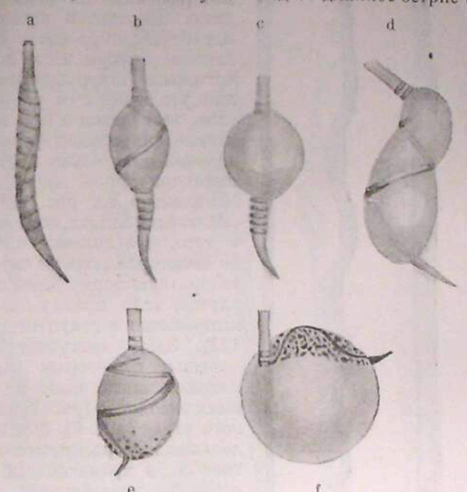



Рис. 11. Зрелые спермии змеи Coronella.
a—нормальный; b—f—разбухшие в крепком растворе Бионди. Увел. около 3 500 раз.

случайно свернутое, обычно прямое), пять винтообразных оборотов головки с характерным выдающимся ребром, в котором лежит продольная нить; снабженную прямой скелетной нитью шейку; и наконец хвост, скелет которого представлен двумя обвивающимися друг около друга нитями. На рис. 12 нормальная форма головки изображена только в *a*, тогда как *b—d* представляют результат изменений под влиянием окрашивания в растворе Бионди. Эти изменения объясняются всего легче, если допустить, что продольная скелетная нить здесь, как у Coronella, состоит из двух связанных между собой эластических волокон, одно из которых длиннее другого. Под воздействием искусственных условий эта сложная нить может или вытянуться до длины более длинного волокна, или сократиться

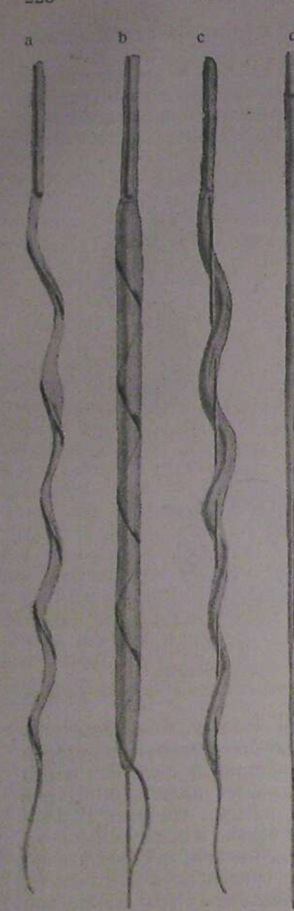



Рис. 12. Зрелые спермии ската Raja clavata.

a — нормальный; b — d — разбухшие в крепком растворе Бионди. Увел. около 1 500 раз.

до более короткого. Однако спирально извитая продольная нить может лишь в том случае придать штопорообразную форму головке, если обвитый неокрашенной на моих препаратах спиральной нитью хроматиновый шнур имеет определенные размеры. Если же хроматиновый шнур при разбухании утолщается и укорачивается, то головка и при неизмененной спиральной форме продольной нити может принимать цилиндрическую форму, как изображено на рис. 12 *b*. Не исключена, однако, возможность и того, что головка сохранит до некоторой степени свою винтообразную форму даже и в том случае, если продольная нить выпрямится и сократится (рис. 12 *c*). Здесь выступает то же явление, с которым мы уже познакомились выше на спермиях аксолотля (рис. 7) и земляного червя (рис. 8). А если продольная нить раскрутится и вытянется, а хроматиновый шнур останется неразбухшим, то вся головка превратится в длинную тонкую прямую нить (рис. 12 *d*). В высшей степени характерные изменения наблюдаются в спермиях Raja под действием водных растворов KOH (рис. 13). Уже в слабых растворах наблюдается сильное укорачивание головки, сопровождающееся исчезновением штопорообразного изгиба (рис. 13 *b* и *c*). Интересно отметить, что сильно сократившаяся продольная нить в некоторых случаях все же удерживает свои пять спиральных оборотов (рис. 13 *b*), но



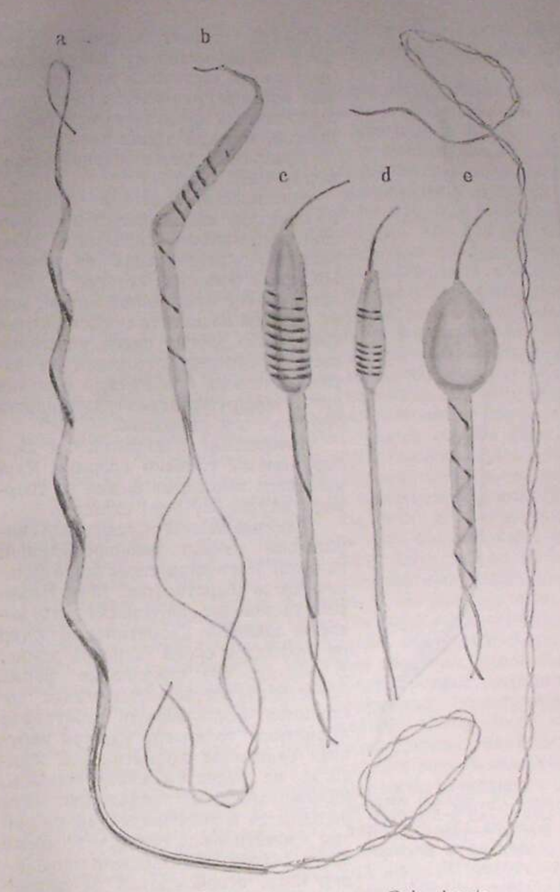



Рис. 13. Зрелые спермии ската Raja clavata.

a—нормальный; b—после 5-минутной обработки 1% раствором KOH; c—после 5-минутной обработки 2% раствором KOH; d—тот же спермий после нейтрализации реакции; e—тот же спермий, что c и d после обработки 10% раствором KOH. Увел. около 3 500 раз.

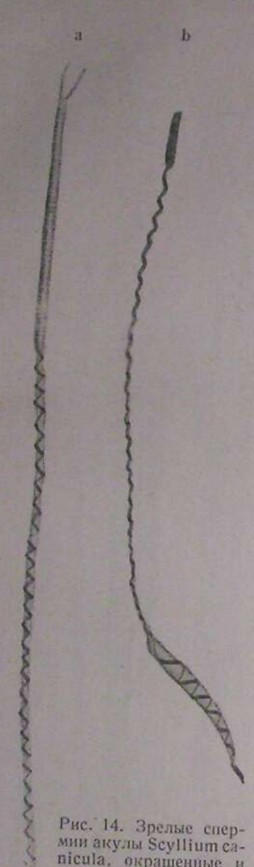



Рис. 14. Зрелые спермии акулы Scyllium canicula, окрашенные и разбухшие в крепком растворе Бионди. Увел. около 3 500 раз.

в других случаях, вероятно благодаря неравномерному сокращению двух своих составных волокон, она еще более закручивается (рис. 13 *c*). Мало-помалу продольная нить разрушается, и тогда хроматиновая капля принимает почти шарообразную форму (рис. 13 *e*).

При изучении рис. 13 *b*—*e* невольно приходит мысль: нет ли в головке еще каких-нибудь скелетных образований, определяющих ее длину? Но кроме волокна, которое я гомологизирую с продольной нитью, мне не удалось подметить существования каких-либо других нитей, участвующих в формировке головки. Не лишена интереса проходящая в шейке нить, обнаруживающая склонность скручиваться спиралью.

Интересным дополнением к анализу формы головки спермия Raja являются некоторые опыты со спермием акулы Scyllium canicula.

Для снабженной выдающимся спиральным ребром штопорообразной головки этого вида характерно большое число оборотов (рис. 14 *a*). Вдоль ребра проходит спиральная нить, которая обвивает хроматиновый шнур не благодаря своей бо́льшей длине, а потому, что спиральная форма представляется ее естественным состоянием. Если вызвать разбухание хроматина, то иногда удается получить скопление хроматиновой жидкости на переднем конце головки, причем обороты продольной нити расходятся в этом месте для принятия хроматиновой капли, в то время как в задней части головки продольная нить, освобождаясь от воздействия хроматинового столбика, удерживает прежнюю спиральную форму, только, пожалуй, еще более закручивается. Следовательно, последняя форма может быть признана естественным состоянием



продольной нити, так что эта нить в нормальном спермии имеет действительно значительно бо́льшую длину, чем хроматиновый столбик.

Хотя на своих препаратах спермиев Raja и Scyllium, кроме описанной, закрученной «продольной нити», я не мог найти никаких следов той другой нити, которую я ранее называл «спиральной», я все-таки убежден в ее существовании, так как иначе цилиндрическая форма хроматинового шнура осталась бы необъясненной. Если на рис. 12 *b* цилиндрическую форму хроматинового столбика мы и могли бы приписать обвивающей его спиральной продольной нити, то рис. 12 *c* и *d* все же требуют иного объяснения. В штопорообразных головках спермиев воробья и близких к нему птиц мы наблюдаем одновременно и спиральную и продольную нити. На рис. 15 *a*—*g* представлены различные стадии набухания головки живого спермия воробья. Рис. 15 *a* всего лучше передает форму головки живого спермия. Последняя образует $2^1/_2$ спиральных оборота, из которых $1^1/_4$ оборота приходится на хроматин, а вторая половина—на перфораторий. На живом спермии к этим $2^1/_2$ оборотам спирали головки примыкает без сколько-нибудь ясной границы еще один оборот проксимального отдела хвоста (срединная часть); на окрашенном по Бионди спермии граница между хвостом и ядром очень резкая. На рис. 15 *b* видно, что спиральная нить кое-где распалась на зернышки, срединная часть отпала от осевой нити хвоста. На рис. 15 *c* ядро вздулось в яйцевидную каплю, и спиральная нить вся распалась на зернышки (капли). Хроматиновая капля здесь только потому не превратилась в шар, что этому препятствует сохранившаяся спиральная нить. Острие распалось на два волокна: одно прямое, а другое завитое, представляющее непосредственное продолжение продольной нити головки. Обороты этой последней почти точно соответствуют винтовым оборотам живой головки; очевидно, они представляют собой естественное состояние скелетной нити перфоратория и определяют штопорообразную форму головки. На рис. 15 *d* срединная часть совсем отпала. Обороты ядерного отрезка головки сохранились без изменений; по выдающемуся ребру ядра проходит продольная нить, но, вероятно, сохранилась и спиральная нить, оставшаяся на препарате неокрашенной. В перфоратории та часть, которая на предшествующем рисунке (15 *c*) представлена прямой иглой, растеклась в яйцевидную каплю, обвитую продольной нитью совершенно так же, как набухший ядерный отдел рис. 15 *c*.

На рис. 15 *e* мы замечаем особенно сильное раздувание головки с зернистым перерождением спиральной нити, но острие и промежуточная часть остались почти неизмененными. На рис. 15 *f* острие отпало, а вместе с ним, повидимому, и вся

продольная нить головки, так как никаких следов ее не заметно. Тем яснее выступает спиральная нить, все обороты которой связаны между собой. Также и на рис. 15 *g* острие отпало, но продольная нить в области ядерной части видна ясно; спереди в последней еще сохранилась и спиральная нить, распавшаяся сзади на зернышки.

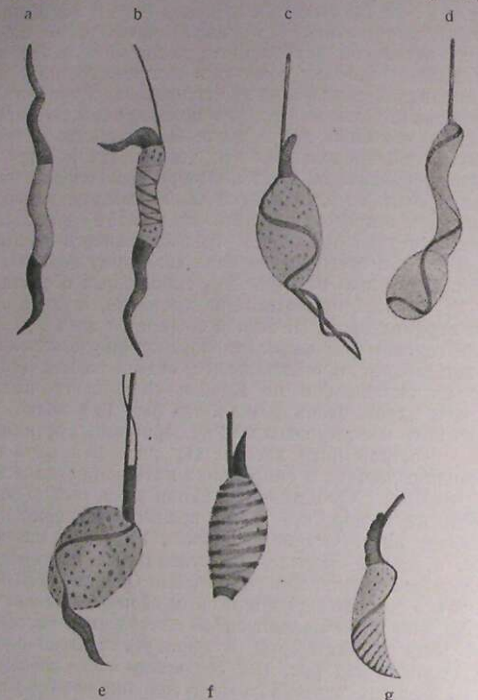



Рис. 15. Зрелые спермии воробья, окрашенные по Бионди и более или менее разбухшие.
Увел. около 3 500 раз.

Таким образом, у всех описанных спермиев позвоночных винтообразный тип головки определяется продольным волокном, которое в естественном состоянии также винтообразно скручено, вероятно, благодаря своему сложению из двух отдельных нитей. Однако, теоретически возможно и другое происхождение винтообразной формы головки, причина которого лежит не в продольной, а в спиральной нити. И действительно, это, повидимому, имеет место у Gastropoda. Евпиренные спермии Paludina, Murex, Tritonium, Cerithium и др. характеризуются винтообразной головкой, иногда очень длинной с большим числом оборотов. На рис. 16 *a—d* изображены лишь задние половины очень длинной головки спермиев Tritonium corrugatum с примыкающей срединной частью хвоста. Из двух скелетных волокон головки одно, тонкое, осевое, соответствует, повидимому, продольной нити, а другое, более толстое, поверхностное—спиральной. Оба волокна имеют одинаковое число



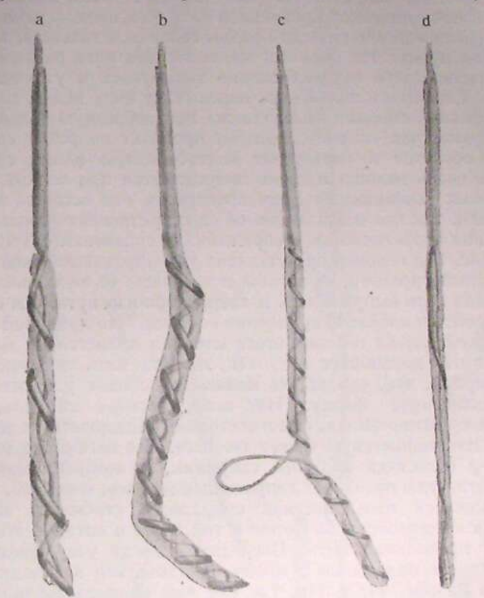



Рис. 16. Зрелые спермии моллюска Tritonium, окрашенные в крепком растворе Бионди и более или менее разбухшие.
Увел. около 3 500 раз.

спиральных оборотов. На рис. 16*b* винтообразная форма, еще ясно выступающая на рис. 16*a*, исчезла, вероятно вследствие набухания хроматина, теперь выполняющего все обороты поверхностной спирали. На рис. 16*c* из головки высовывается петля выпрямленной продольной нити, что, однако, не вызывает нарушения цилиндрической формы головки, а только ее перелом в этом пункте. На рис. 16*d* обе скелетных нити развернулись, вследствие чего головка сильно вытянулась и утончилась.

У близкого к только что описанному виду Murex brandaris евпиренные спермии имеют также винтообразную головку. Но поверхностная спираль, которая проходит по ребру спиральных оборотов и определяет винтообразную форму головки, здесь очень нежная и легко повреждается при всяких ненормальных условиях; на моих препаратах она остается неокрашенной, так что я заключаю об ее существовании лишь на основании теоретических соображений и сравнения с Tritonium. На рис. 17*a* головка представлена уже утратившей свой винтообразный характер, ее изгибы сгладились; ее аксиальная продольная нить выпрямилась и лишь слабо изогнута, чем обусловливается и слабое искривление головки. Что причиной винтообразной формы головки этого спермия является не аксиальная нить, доказывает рис. 17*b*, где эта нить еще закручена в спираль, что, однако, не помешало головке утратить свою винтообразную форму. Но поверхностная спираль, хотя и сильно испорченная, еще в состоянии поддержать по крайней мере цилиндрическую форму головки. Все остальные рисунки 17*c*—*g* относятся к таким спермиям, в которых разбухший хроматин уже преодолел сопротивление здесь, очевидно, совсем распавшейся поверхностной спирали и стремится приблизиться к шарообразной форме в той мере, в которой это допускает продольная нить. Последняя иногда удерживает свое аксиальное положение и может складываться в складки, как видно на рис. 17*f* и 17*g*, где она еще оказывает влияние на форму хроматиновой капли, превращая ее из шарообразной в овальную. А в других случаях продольная нить перемещается на поверхность хроматиновой капли, замещая таким образом по функции поверхностную спираль, как показано на рис. 17*d* и 17*e*. Интересный случай показан на рис. 17*c*, где хроматин распадается на четыре капли, повисших в складках продольной нити.

Очень поучительны изменения, которые претерпевает при разбухании головка евпиренных спермиев пресноводного брюхоногого моллюска Paludina vivipara, так как они очень наглядно показывают способ происхождения винтообразной формы головки спермия (рис. 18*a*—*g*). При нормальных условиях в головке видны пять винтовых оборотов (18*a*). На поверхности



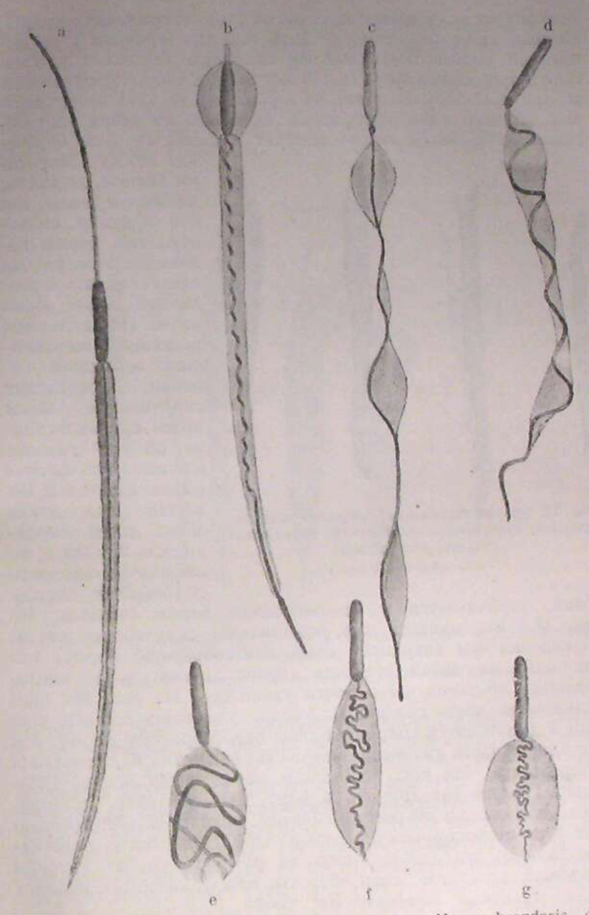



Рис. 17. Зрелые евпиренные спермии моллюска Murex brandaris, фиксированные в парах осмиевой кислоты и окрашенные в слабом растворе Бионди на разных стадиях разбухания.
Увел. около 3 500 раз.

ее проходят два независимых друг от друга спиральных волокна, которые всего ближе могут быть гомологизированы с расщепленной надвое поверхностной спиралью Tritonium; что касается продольной нити, то я не мог ее здесь открыть, но наличие ее мне представляется весьма вероятным. Из двух поверхностных волокон одно идет вдоль выдающегося ребра винтообразных оборотов, а второе залегает в самой глубине борозд-ки между оборотами. Первое, очевидно, длиннее и толще, так что причину винтообразной формы головки в этом случае следует искать в различной длине обеих нитей. Под влиянием реактивов, вызывающих набухание головки, происходит скручивание обеих нитей, причем их длина по всей головке или только по части ее выравнивается. В тех местах, где длина обеих нитей выравнялась, причем в таком случае они часто склеиваются между собой, утрачивается и винтообразная форма головки. На рис. 18 *b* мы замечаем уже значительное скручивание нитей, но головка еще сохраняет свою винтообразную форму, так как одна из нитей все еще короче другой; число винтообразных оборотов здесь почти удвоилось. На рис. 18 *c* проксимальная часть головки благодаря удержавшейся еще разнице в длине нитей сохраняет свою винтообразную форму, а в дистальной части уже выпрямилась, так как нити уже сравнялись и спарились. На рис. 18 *d* длина обеих нитей вполне сравнялась, и они соединились в одну двойную нить, которая, охватывая своими оборотами головку, придает ей конусообразную или цилиндрическую форму. При дальнейшем разбухании головки эта двойная нить не разрушается, но, уступая давлению, раздвигает свои обороты, между которыми находят место отдельные хроматиновые капли.

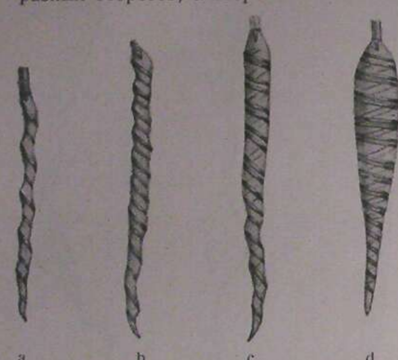



Рис. 18. Зрелые евпиренные спермии Paludina vivipara, окрашенные по Бионди, на разных стадиях разбухания.
Увел. около 3 500 раз.

В связи с описанными изменениями винтообразных головок спермиев интересно им противопоставить ряд изменений, которые претерпевают цилиндрические головки спермиев паука Opilio (?). Головка здесь обвита двумя поверхностными спиральными нитями (рис. 19 *a*), между тем как продольная нить является осевой. Наличие последней может быть обнаружено только на окрашенных препаратах, а обе спиральных нити заметны и на живых спермиях, в особенности в гипертонических растворах. Таким образом, скелет головки состоит здесь



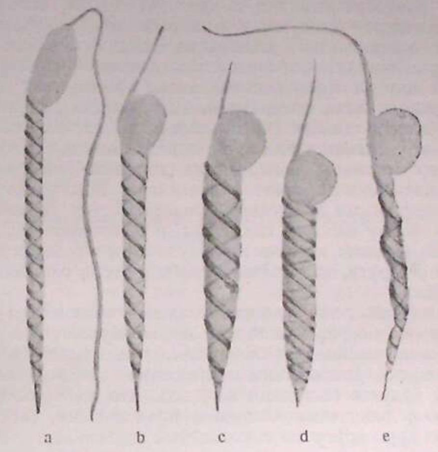



Рис. 19. Зрелые спермии Opilio sp.(?) непосредственно перед инцистированием.
a—живой, b—e—окрашенные по Бионди. Увел. около 3 500 раз.

из тех же самых частей, которые мы нашли у Paludina, однако с той разницей, что обе спиральных нити здесь одинаковой длины и вследствие этого головка имеет не винтообразную, а прямую цилиндрическую форму. На рис. 19 *b*—*d* изображены результаты набухания хроматина. Спиральные нити при этом мало-помалу расходятся, раскручиваются и могут так же, как у Paludina, спариться. Но может также случиться, что при раскручивании одна из нитей окажется короче другой, что, естественно, имеет в результате скручивание головки в спираль (рис. 19 *e*). Таким образом, ряд изменений, происходящих в головке спермия Opilio, оказывается совершенно обратным по сравнению со спермием Paludina. Исходная стадия в первом

случае (рис. 19 *a*) соответствует конечной стадии в другом (рис. 18 *e*), и наоборот (18 *a* соотв. 19 *e*).

* * *

Подводя итоги описанным выше наблюдениям, мы приходим к тому выводу, что удлиненные головки спермиев у различных представителей животного царства обнаруживают чрезвычайно однообразный тип скелета. В основе этого скелета лежат две нити—продольная и спиральная; последняя всегда занимает поверхностное положение, между тем как первая или идет по поверхности (аксолотль, дождевой червь), или же заложена внутри хроматиновой массы (Murex). От двойной, в некоторых случаях продольной, нити зависит длина и изгиб головки, между тем как спиральные нити, которые также могут быть в числе двух или трех, чередующихся между собой, определяют размеры поперечника головки. Винтообразное искривление головки может определяться как продольными, так и спиральными волокнами. Определяющая такую винтообразную форму головки скелетная нить состоит из двух волокон разной длины, которые или идут на значительном расстоянии друг от друга, как у Paludina, или тесно сближены, как у Coronella.

Рисуя общий план скелета головки спермиев, я считаю необходимым еще раз настойчиво подчеркнуть, что я исхожу не из сравнительноморфологических, а из чисто биофизических оснований. Дальнейшие исследования спермиогенеза, может быть, будут в состоянии показать, что волокна, которые я называю у различных спермиев продольными, соотв. спиральными, друг другу не гомологичны и, возможно, обязаны своим происхождением различным частям сперматиды. Я настаиваю лишь на аналогии этих нитей, так как они имеют одну и ту же функцию.

* * *

До сих пор речь шла только о спермиях с удлиненной головкой, т. е. о таких, головка которых резко отступает от шаровидной формы. Но и в коротких, даже в шарообразных, головках можно обнаружить те или иные элементы скелета. И шарообразные головки не могут представлять собой капли жидкого хроматина, так как для проникновения внутрь яйца им требуется некоторая эластичность. Иногда мы находим в них продольную скелетную ось, как, напр., в спермии Nereis. Кроме этого осевого волокна мы видим здесь сложный перфораторий—охваченную двумя-тремя обручами каплю какого-то особого вещества, а также какие-то скелетные нити



вокруг шаровидного ядра, точное направление которых мне не удалось проследить. У Anodonta на сплющенной головке спермия можно разглядеть ряд параллельных извитых полос, которые остаются прилегающими к ядру даже после того, как полупроницаемая оболочка головки вздувается пузырем. В качестве третьего примера я могу привести спермий рыбы Gobius ratan, в круглой головке которого несомненно наличие скелетных образований в виде поперечных параллельных нитей и продольной палочки (рис. 24, стр. 248).

Я не изучал с достаточно точными методами спермии млекопитающих, головка которых по большей части ложечкообразно уплощена и слегка искривлена. Иногда мне казалось, что на живых спермиях можно подметить ряд параллельных нитей, но я не могу настаивать на достоверности этих наблюдений. Я думаю, что в определении их формы весьма существенную роль играет перфораторий, одевающий значительную часть головки в форме уплощенного шлема.

### 4. Внутренняя структура и химический состав скелетных волокон

Эластические волокна, определяющие форму головки, обычно состоят, как будет разобрано ниже, из химически очень стойкого вещества, которое долгое время может сопротивляться действию таких реактивов, как крепкие щелочи и неразведенные кислоты. Но изменение внешних условий может вызвать изменение формы скелетных волокон и не изменяя их химического состава; эти изменения формы заставляют нас притти к выводу, что скелетные волокна представляют собой коллоиды, находящиеся в состоянии жела, а потому и обладающие определенной структурой.

Выше приведен был ряд примеров, показывающих, что применение реактивов, вызывающих разбухание хроматина, часто влечет за собой также разбухание скелетных волокон, их удлинение или укорачивание, закручивание или раскручивание: иногда удается подметить и их утолщение. Я снова напоминаю читателю рис. 18, изображающий изменения, происходящие в спермии Paludina vivipara при разбухании. В головке живого неизмененного спермия замечаются две поверхностные спиральные нити—более длинная, толстая и более короткая, тонкая; каждая из них делает пять винтовых оборотов. По мере нарастания процесса набухания разница в длине между ними сглаживается, причем обе они еще сильнее закручиваются; на рис. 18 *d* каждая из них делает уже не пять, а 15 винтовых оборотов. Исчезновение штопоровидной формы всей головки можно приписать повышению внутреннего тургора вследствие

разбухания хроматина, но причину закручивания спиральных нитей следует искать в самых нитях, так как разбухание хроматина должно было бы вызвать, наоборот, раскручивание скелетных спиралей, которое действительно и происходит при дальнейшем набухании, как в некоторых случаях наблюдается. При изменении формы головки спермиев Opilio расхождение волокон также может быть объяснено разбуханием хроматина, но, конечно, в превращении прямой головки в винтообразную (рис. 19) активную роль играют именно скелетные волокна: одно из них укорачивается, а другое удлиняется.

Именно такое активное, производящее некоторую работу сокращение скелетных нитей происходит при разбухании хвоста пресноводного легочного моллюска Planorbis (рис. 20). В живом неизмененном хвосте спермия видны три поверхностных спиральных нити приблизительно одинаковой длины, из которых одна несколько толще двух других. На рис. 20 *b* две более тонких нити при разбухании оказались короче третьей, толстой, и в результате хвост принял винтообразную форму.

a b c

Рис. 20. Часть хвоста спермия Planorbis.

a—нормальный хвост; b—c—разбухший в растворе Бионди. Увел. около 3 500 раз.

Вопрос о внутренней структуре скелетных волокон мне не удалось решить на основании прямых наблюдений. Всего более приемлемым мне кажется предположение, что мы имеем здесь дело с желом, обладающим альвеолярной структурой: стенки ячеек состоят из твердого вещества, а внутри ячеек—жидкое содержимое. При разбухании ячейки растягиваются, что вызывает изменение внешней формы волокна—удлинение, закручивание или раскручивание. С другой стороны, возможно, что волокна состоят из фибриллей и скручены благодаря их различной длине; если предположить, что одним фибриллям свойственна бóльшая растяжимость, чем другим, то станет понятно закручивание или раскручивание спиралей при набухании. Распадение волокон на фибрилли часто наблюдается в хвостах спермиев; я описал это явление для шейных отростков спермиев Eupagurus и других раков. Возможно, что мои попытки получить распадение на фибрилли скелетных волокон головки спермиев лишь потому не имели успеха, что я мало использовал методику длительных мацераций, при помощи которой Балловиц уже давно установил распадение различных нитей хвостов спермиев на



волоконца. Я подчеркиваю свое несогласие с положением Балловица, будто распадение волокна на фибрилли является доказательством его сократимости[1]: отростки спермиев Eupagurus не сократимы, но распадаются на фибрилли. Но я согласен с Балловицем в том отношении, что «сократимость» волокон характеризует их как сложный орган; по моему мнению он должен обладать определенной морфологической структурой и состоять непременно из жидкой сократимой протоплазмы и того или иного скелета, хотя бы пучка тонких несократимых твердых фибриллей, которые определяют форму волокна на всех стадиях его сокращения.

* * *

Скелетные волокна головки спермиев отличаются уже по своим физическим свойствам и по окраске от связываемой ими хроматиновой массы настолько резко, что естественно считать их состоящими из совершенно особого химического вещества. С другой стороны, и полупроницаемая оболочка, отслаивающаяся при плазмолизе, очевидно, химически резко отлична. Таким образом, мы должны ожидать, что точный химический анализ головок спермиев должен выделить здесь по крайней мере три различных группы химических веществ. Головки спермиев различных животных и, в частности, лососевых неоднократно служили объектом точного химического анализа, и вряд ли какая другая часть клетки подвергалась такой глубокой химической обработке, как именно этот объект. Мишер, которому принадлежит главная заслуга в изучении этой проблемы, сообщает, что он поставил своей задачей «анализировать головку спермия форели как минерал» (Wissenschaftlicher Briefwechsel, Brief 77). Литература по химии головки спермиев разрослась уже до таких размеров, что неспециалисту ей трудно было бы овладеть. К моему удовлетворению Р. Буриан в последних томах «Ergebnisse der Physiologie»[2] дает обзор более 200 работ по этому вопросу.

С точки зрения морфолога методы, употребляемые химиками для анализа спермиев, оставляют желать лучшего в смысле точности. Уже первая операция—отделение головки от хвоста—вызывает сомнение. Это отделение производится путем обработки спермы «или уксусной кислотой (до слабокислой реакции), или 0,5—1% раствором $CaCl_2$ (или $BaCl_2$); постепенно образующийся осадок заключает в себе почти исключительно головки сперматозоидов, а протоплазматические части разрушаются. Или же отделяют первые от последних путем центрифугирова-

[1] Ballowitz, Verhandl. der anatom. Gesellschaft, Discussion, 1907.
[2] Erg. d. Phys., Bd. III, Abt. I, p. 48—106; Bd. V, p. 768—846.

ния при многократном промывании водой: вода растворяет хвосты, а осадок состоит исключительно из абсолютно чистых изолированных головок семенных клеток» (Буриан, I, стр. 54).

Я попытался применить к изученным мною спермиям методы Мишера и пришел к заключению, что они далеко не точны. Прежде всего ими нельзя достигнуть полного растворения хвоста, состоящего из разнообразных волокон и фибриллей; скелет которых долгое время противостоит разрушительному действию различных мацерационных жидкостей. Но хвостовые скелеты могут оторваться от головок и благодаря меньшему удельному весу всплыть в воде, в то время как головки опускаются на дно. Однако и в этом случае мы имеем дело не с головками в морфологическом смысле. Распадение спермия на две части происходит обычно в том пункте, где хвост отделяется и при естественных условиях, при оплодотворении; следовательно, с головкой остается соединенной и шейка, которая у некоторых форм (в особенности у селахий и бесхвостых амфибий) достигает значительных размеров. Случается, что и промежуточная часть хвоста остается связанной с шейкой. Таким образом анализируемые химиками головки спермиев ни в коем случае нельзя рассматривать как ядра, так как к ним присоединяются также центральные тельца, перфораторий и те или иные определяющие форму головки скелетные нити.

Общая схема химического анализа заключается в следующем. Отделенные головки обрабатываются смесью спирта с эфиром, чтобы растворить жиры и липоиды. После этого слабыми растворами ($^1/_2$—1%) вытягиваются основные белковые тела — протамины и гистоны. Остаток, состоящий главным образом из нуклеиновой кислоты, растворяется в щелочи. В результате анализа оказывается, что «головки зрелых сперматозоидов лосося состоят на 95% из нейтрального нуклеиновокислого сальмина» (Буриан, II, р. 807), т. е. из солеобразного соединения, в котором протамин (сальмин) играет роль основания, а нуклеиновая кислота—кислоты. «Из остальных 5% вещества головки 2,53% растворяются в соляной кислоте; это главным образом неорганические вещества, фосфорнокислый и сернокислый кальций» (там же, стр. 807). А что представляют остальные 2,5%, до сих пор еще не выяснено. Известно только, что значительная часть остатка (около 0,12%) приходится на железо, которое «замечательно тесно связано с органическим веществом. Его нельзя выделить даже кипячением с крепкой азотной кислотой и можно обнаружить только в золе. С каким же органическим веществом связано здесь железо? О сальмине или нуклеиновой кислоте не приходится думать, потому что ни в кислотной, ни в щелочной вытяжке нельзя открыть и следа железа. Таким образом, отсюда вытекает непреложный вывод, что железо в головках сперматозоидов включено в какое-то другое ещё не известное органическое соединение». Это «своеобразное органическое соединение железа», до сих пор неизвестное, сопротивляющееся дольше всех других составных частей головки спермия действию минеральных кислот и щелочей, Мишер и Буриан называют «кариогеном».



В то время как для головки спермиев лосося у нас имеется большой аналитический материал, собранный Мишером, анализы головок спермиев иного происхождения почти вовсе не производились (Буриан, II, стр. 809).

* * *

Вышеописанные методы химического анализа головок спермиев нетрудно провести и под микроскопом. Именно эту задачу я и поставил перед собой в первую очередь, избрав первым объектом исследования большие и интересные с морфологической точки зрения спермии аксолотля. Я наблюдал с масляной иммерсией живые спермии, убивал их под покровным стеклом, не теряя из виду, смесью спирта с эфиром или непосредственно кислотой, затем обрабатывал более или менее продолжительное время последовательно 0,5; 1; 5; 10% и, наконец, концентрированной соляной кислотой (или $H_2SO_4$ или $HNO_3$) и, после промывки водой, 0,5; 1; 5; 10 и 35% растворами KOH.

Так как по указаниям химиков при первой обработке кислотами не всегда удается растворить все заключенные в головке основания, а в щелочи все кислоты, я повторял эту операцию многократно, заменяя кислоты щелочами и обратно. Мне удавалось на протяжении хода всех этих реакций, иногда много часов подряд не терять из глаз один определенный спермий и зарисовывать его головку и шейку при помощи рисовального аппарата при всяком заметном изменении. О растворимости каких-либо элементов спермия в смеси спирта с эфиром я не могу сообщить никаких данных. Здесь можно было бы думать лишь о наружной полупроницаемой перепонке, в которой по Овертону хотелось бы подозревать присутствие липоидов. Но эта оболочка настолько тонка, что тех или иных частей ее нельзя было бы уловить простым наблюдением.

На фиксированные в смеси спирта с эфиром спермии аксолотля вода не оказывает никакого действия, и после прибавления к ней небольшого количества тимола для стерильности спермии могут оставаться в воде многие месяцы, не изменяя своей формы и химических свойств. И минеральные кислоты вызывают в головках спермиев, фиксированных смесью спирта с эфиром, лишь очень незначительные изменения. Так, при действии 0,1% HCl я не заметил никакой перемены. Под влиянием 1% раствора

HCl выступают незаметные до этого поверхностные спиральные нити, видные всего лучше на границе с шейкой; до воздействия кислотой шейка имеет тот же поперечник, как головка (рис. 21*a*), а в 1% HCl головка слегка разбухает. 10% HCl не вызывают дальнейших изменений, и лишь дымящиеся минеральные кислоты (HCl, $H_2SO_4$ и $HNO_3$) дают значительное повышение набухания и просветление головок (рис. 21 *b*). Но головка и при последней реакции не разрушается и при обратном перенесении в 1% кислоту резко суживается, становится тоньше шейки, хотя удерживает свою удлиненно-серповидную форму (рис. 21 *c*); на ее поверхности снова ясно выступает спиральная нить, которую в крепкой кислоте разглядеть нельзя. Спадание головки в 1% HCl показывает, что часть вещества головки растворяется в концентрированной кислоте и выходит через оболочку, утратившую свою полупроницаемость. Вероятно, растворяются главным образом органические основания, затронутые уже в слабых растворах кислоты (Мишеру не удавалось извлекать органические основания из головок амфибий слабыми растворами кислот). С другой стороны, вероятно, и нуклеиновая кислота, также растворимая в минеральных кислотах, принимает в некоторой степени участие в растворении головки. После действия концентрированной соляной кислоты уже не удается применить окраску по Бионди и найти остатки хроматина. Но на окрашенных препаратах ясно видно, что скелетные волокна головки, в особенности продольные, а частью и спиральные остаются нерастворенными.

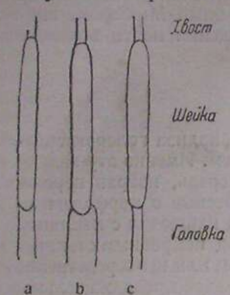



Рис. 21. Часть зрелого спермия аксолотля (наверху хвост, в середине шейка, внизу головка). Разбухание и сжатие одного и того же спермия под влиянием минеральных кислот различной концентрации (см. текст). Увел. около 3 500 раз.

Влияние щелочных растворов сначала меняет только объем спермия. Уже 0,1% раствор KOH вызывает сильное разбухание шейки и в особенности головки (рис. 22 *b*), которое остается неизменным в 1 и 10% растворе. В очень крепких растворах KOH (50%) замечается значительное утоньшение головки и шейки (рис. 22 *c*), но это—обратимая реакция, так как при переносе в 1% раствор KOH восстанавливаются приблизительно прежние размеры (рис. 22 *d*). При нейтрализации, однако, набухание не исчезает, и той картины, которую давал живой спермий (рис. 22 *a*) не получается. При дальнейшем переносе в 1% соляную кислоту заметно главным образом разбухание хвостовой нити



(рис. 22 *e*). В 50% KOH спермий возвращается к тем же размерам, какие он имел в этом растворе до обработки соляной кислотой (рис. 22 *f*). 1% раствор KOH вновь вызывает разбухание (рис. 22 *g*). Теперь реакции стали вновь обратимыми, откуда можно заключить, что химические процессы, идущие под влиянием KOH, завершены: все растворимые части растворены, а дальнейшие изменения объема и формы носят уже чисто физический характер. Нуклеиновокислая соль, повидимому, совершенно перешла в раствор, и все, что осталось от головки спермиев,

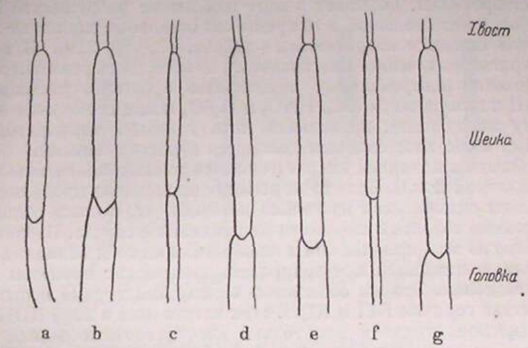



Рис. 22. Разбухание и сжатие одного и того же спермия аксолотля под влиянием щелочей и кислот различной крепости (см. текст). Увел. около 3 500 раз.

соответствует, очевидно, 2,5% остатку, нерастворимому в холодных щелочах и кислотах.

Какая же морфологическая часть головки при этом растворилась и какая сохранилась на рис. 21 *c* и 22 *g*? Уже после воздействия 0,1% KOH на фиксированные в растворе спирта с эфиром спермии не удается получить зеленой окраски спермия метилгрюном. На стадии рис. 22 *c* слабые растворы Бионди (конечно, после нейтрализации реакции!) дают лишь красную окраску скелетных нитей, т. е. хвостовых нитей, шейки, продольной и спиральной нити головки. Последняя имеет вид непрерывного спирально исчерченного прозрачного чехла, внутри которого проходит продольная нить. Никаких следов хроматина открыть нельзя. Очевидно, хроматин действительно не что иное, как растворенная в щелочах и кислотах нуклеиновокислая соль. Крепкий раствор Бионди, обычно вызывающий интенсивное набухание хроматина, теперь оказывает то же са-

мое действие, как и слабый раствор: разбухаемое вещество уже отсутствует!

Сопротивляющийся растворению в кислотах и щелочах скелет спермия обнаруживает ясную неоднородность структуры, что оказывается прежде всего в различном отношении к кислотам: сравнивая рис. 22 *c* и *d*, мы видим, что под влиянием слабой HCl осевая нить хвоста сильно набухает, в то время как скелет шейки и хвоста изменяется мало. Но концентрированная HCl при действии на спермии, которые уже побывали в 50% растворе KOH, вызывает резкое изменение: разрушается спиральная нить головки, в то время как остальные скелетные элементы остаются невредимыми (ср. рис. 13, стр. 229). Я неоднократно в течение многочасовых опытов подвергал спермии аксолотля попеременному воздействию крепкими растворами KOH и дымящимися HCl, $HNO_3$ и $H_2SO_4$ и всегда получал одну и ту же картину: продольная нить головки, перфораторий, шейка и обе хвостовые нити остаются нерастворенными.

Опыты с влиянием кислот и щелочей должны проводиться на предметном стекле. Если те же реакции проводить в пробирке, то скелеты оказываются настолько ломкими, что только обломки их можно собрать и перенести на предметное стекло. Вероятно, именно по этой причине они и не обратили на себя внимание химиков, пытавшихся контролировать химические процессы под микроскопом. Это же объясняет, почему так трудно испытать действие горячих HCl и KOH. При нагревании в 20% KOH на предметном стекле я мог только констатировать распадение большинства скелетов спермиев на мелкие обломки, что зависит, вероятно, от чисто механических причин. Однако, один спермий остался случайно целым, и скелет его оказался неповрежденным. А при кипячении происходит такая бурная реакция, что отсутствие сколько-нибудь ясно опознаваемых скелетных обломков также приходится приписывать не только химическому, но и механическому воздействию. Я не мог поэтому с точностью установить, какая крепость кислоты или щелочи необходима для того, чтобы растворить при кипячении скелетные элементы.

Вообще возможность чисто механических повреждений скелета как от слишком сильного давления со стороны набухающего хроматина, так и из-за движения протекающих под покровным стеклом жидкостей очень затрудняет получение точных результатов при опытах с кислотами и щелочами: освобожденные от плазматической оболочки и хроматиновой массы скелеты спермиев оказываются очень ломкими. Уже при разбухании хроматина в крепком растворе Бионди спиральные нити, как подробно описывалось в 3-м отделе, часто разрушаются, хотя при этом нельзя, конечно, говорить о растворении. Тем не менее удается доказать нерастворимость скелетных нитей головки для



спермиев не только аксолотля, но также и целого ряда других форм. Так, при обработке попеременно слабыми растворами HCl и KOH спермиев ската Raja удается выделить цельные скелеты, состоящие из массивной шейки, пронизанной тонкой аксиальной нитью, из продольной нити головки и двух хвостовых нитей. На такие скелеты ни дымящаяся HCl, ни крепкий раствор KOH не оказывают уже никакого действия. Если же мы подействуем крепким раствором едкого кали еще до растворения хроматина в слабых кислотах и щелочах, то при разбухании головки ске-

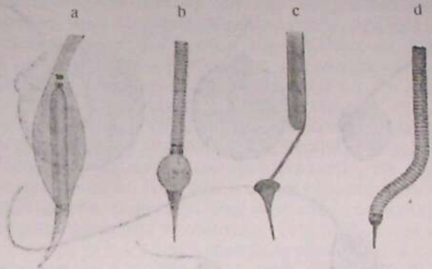



Рис. 23. Зрелые спермии змеи Coluber, окрашенные по Бионди. a—нормальный, b—d—после обработки кислотами и щелочами (см. текст). Увел. около 3 500 раз.

летные волокна окажутся механически поврежденными, как показано на рис. 13 *e*, стр. 229.

На рис. 23 *c—d* представлены результаты воздействия растворителей на спермии змеи Coluber. Сначала спермии были обработаны 1 и 10% серной кислотой, а затем перенесены в 1% раствор KOH. Хроматин головки совершенно растворился, остались только перфораторий и скелет хвоста. На рис. 23 *c* видна еще продольная скелетная нить головки; если на рис. 23 *d* мы этой нити не видим, то, вероятно, это не растворение, а механическое повреждение, вызвавшее сближение между шейкой и перфораторием. У Parapadopsis cornuta (из сем. Mysidae) хроматин растворяется в 10% KOH, между тем как скелет головки сохраняется в форме продольной нити, к которой иногда присоединяется спиральная нить, точнее—оболочка головки, образуемая этой нитью и разрушающаяся легче, чем продольная нить (рис. 26 *e*, *f*).

Я не имел возможности исследовать спермии Salmo salar, послужившие основным материалом для точных химических анализов. Но спермии всех костистых рыб имеют настолько однородное строение, что я могу ограничиться описанием того,

как растворители действуют на спермии бычка Gobius ratan (рис. 24 *d, e*). После часовой обработки 35% KOH хроматин совершенно растворяется и остается, повидимому, только твердый скелет спермия, изображенный в полном виде на рис. 24 *b*. Вместо головки мы находим только пустую оболочку, в которой ничего не осталось от структуры, изображенной на рис. 24 *b* (до растворения хроматина). По оболочке тянется сильно окрашенный столбик (вероятно, шейка или срединная часть хвоста), а пе-

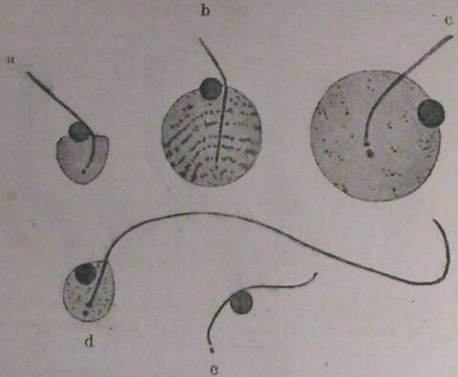



Рис. 24. Зрелые спермии бычка Gobius ratan.
a—c—фиксированные в парах осмиевой кислоты и окрашенные по Бионди на разных стадиях разбухания; d—e—обработанные 1% и 35% раствором KOH. Увел. около 3 500 раз.

ред ним еще резко окрашенное зернышко (центральное тельце?), и сзади скелет хвоста с различающимися друг от друга главным и концевым отделами. В месте присоединения хвоста к головке лежит еще хвостовой шарик—образование, встречающееся у многих костистых рыб, у Lamellibranchiata и др. При обработке этого скелета концентрированной серной кислотой одевающая головку оболочка разрушается, но остальные отделы скелета остаются незатронутыми. Не подлежит сомнению, что при всех химических анализах спермиев скелет благодаря своей трудной растворимости не поддается анализу и именно на его долю приходится значительная часть нерастворимого осадка. Совпадает ли именно скелетное вещество с понятием кариогена, который Буриан характеризует на основании гипотетических соображений, и действительно ли именно в скелетном веществе принимает участие железо, мы с уверенностью решить не можем. Для решения этого вопроса необходимо прежде всего подыскать под-



ходящий объект. Всего более, конечно, подошли бы такие спермии, у которых имеется массивная шейка, которая в спермиях многих амфибий и селахий составляет, повидимому, наиболее тяжелую часть скелета. Путем мацерации и промывки с применением центрифуги можно было бы выделить для анализа чистые шейки, т. е. чистые центральные тельца, хотя и многие из других частей скелета по своему происхождению связаны с центральными тельцами (осевые нити хвоста). Я пытался достать большое количество спермиев акул или скатов, но из-за неблагоприятного состояния погоды это мне не удалось сделать ни в Севастополе, ни в Неаполе. Можно думать, что здесь на долю скелета приходится не 2,4% веса, как у Salmo, но значительно больший процент. Мне кажется, что именно здесь всего легче можно было бы получить для анализа ц е н т р а л и н, т. е. вещество центральных телец и шейного скелета.

Однако уже теперь на основании имеющихся данных можно наметить ту группу органических соединений, к которой следует отнести вещество скелета спермиев. Вероятно, мы имеем здесь дело с альбуминоидом. Конгейм в своей «Химии белковых тел» соединяет под этим названием «ряд белковых тел, которые образуют скелетные вещества у животных» (стр. 269). Сюда относятся к о л л а г е н и э л а с т и н соединительнотканных волокон, хряща и кости, к е р а т и н роговых образований позвоночных, ф и б р и н шелка, с п о н г и н и к о н х и о л и н скелета различных беспозвоночных, альбумоиды линзы, хорда и различные животные оболочки. Все эти вещества «отличаются физической особенностью—высокой прочностью». Еще другой особенностью должны обладать все эти скелетные вещества,—это «их полной нерастворимостью во всех животных жидкостях. Все альбуминоиды совершенно нерастворимы в воде и в солевых растворах, по большей части почти не растворимы в разведенных кислотах и щелочах; они могут быть переведены в раствор лишь такими методами, которые устраняют эти особенности и относительно которых мы знаем, что все белковые тела ими разрушаются и химически изменяются» (стр. 269). Конгейм относит альбуминоиды к самым сложным белковым телам, хотя мы и не обладаем никакими данными об их молекулярном весе, но они вызывают такое представление, что «при их физических свойствах, при их большей плотности и т. д. им должен быть приписан еще больший молекулярный вес, чем растворимым белкам» (стр. 271). По неизвестным основаниям этот автор уверяет далее, что «альбуминоиды никогда не являются частями животной клетки, но образуют то основное вещество, в котором заложены клетки». Однако это предположение находится в прямом противоречии с нашими современными взглядами на соединительнотканные волокна как внутриклеточные образования. Мне

кажется, что наряду с саркол емином, образующим оболочку мышечных клеток, и ретикулином, «из которого состоит скелетное вещество слизистой оболочки кишечника», в группу альбуминоидов должен быть отнесен также и централи н—вещество шейки спермиев, к которому весьма близки по своему химическому составу остальные элементы скелета спермиев.

## 5. Форма некоторых спермиев, отличающихся от обычного типа

Настоящая глава представляет собой в известном смысле добавление к моим исследованиям о строении скелета головки спермиев. Существуют спермии, которые во взрослом состоянии не обладают ясно выраженной головкой, но при более тщательном изучении и здесь удается доказать наличие головки, скелет которой наряду с другими скелетными образованиями определяет своеобразную форму этих спермиев. Последнее обстоятельство объясняет, почему я решаюсь описать эти спермии в работе, посвященной скелету головки спермиев. Чтобы выяснить строение некоторых из этих атипических спермиев, мне придется кое-где упомянуть и о сравнительноморфологических фактах, но я постараюсь в этом отношении быть кратким.

### 1) Спермии Cirripedia

Спермии усоногих раков были подробно описаны Э. Балловицем (1889), и с тех пор во всех учебниках иногда с указанием на невероятность такого факта, но по большей части и без этой оговорки сообщалось, что здесь спермии лишены ядра. В своем докладе, прочитанном на анатомическом съезде в 1907 г., Э. Балловиц[1] называет их прямо «апиренными (т. е. безъядерными) спермиями» и сравнивает их с безъядерными спермиями Paludina vivipara, которые назвал этим термином Ф. Мевес. Спермии Cirripedia имеют вид длинных подвижных нитей, которые по всей длине распадаются на фибрилли,—отсюда Балловиц и заключает, что весь спермий соответствует здесь хвосту и совершенно лишен головки. Он подчеркивает, что у этих животных «в противоположность Paludina и Pygaera наряду с олигопиренными или апиренными не встречаются евпиренные, так как все спермии лишены головки» (стр. 228). Автор понимает «значение этого открытия для учения об оплодотворении и наследственности, но не хочет здесь на этом останавливаться» (стр. 230).

Ввиду того, что отсутствие ядра во всех спермиях какого-

[1] E. Ballowitz, Verhandlungen der anat. Gesellschaft. 21 Versammlung in Würzburg, p. 220 и сл., 1907.

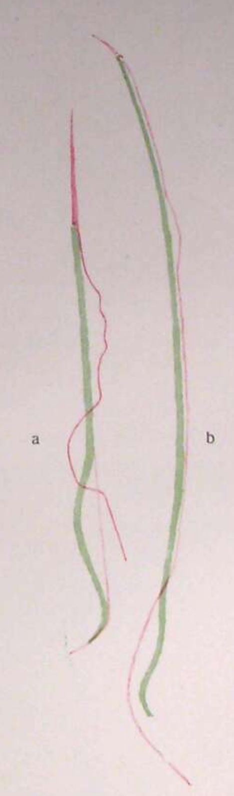



Рис. 25. Зрелые спермии усоногих раков, слегка разбухшие в растворе Бионди. Увелич. около 3500 раз:

a—Lepas; b—Balanus.

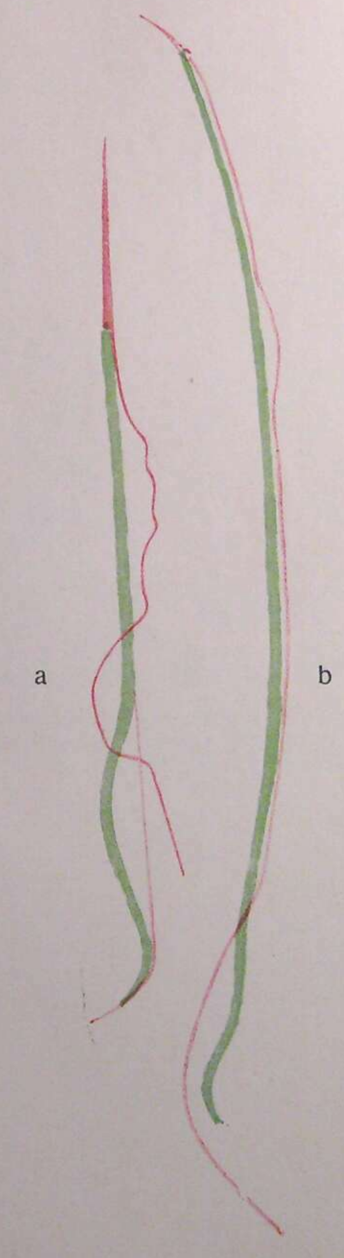



Рис. 25. Зрелые спермии усоногих раков, слегка разбухшие в растворе Бионди. Увелич. около 3500 раз:

a—Lepas; b—Balanus.

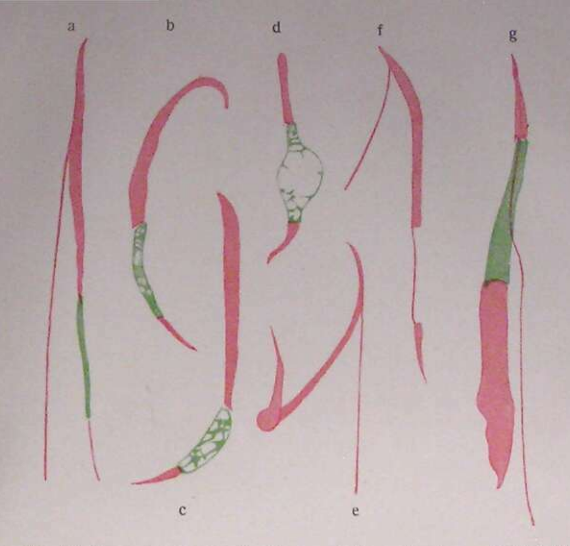



Рис. 26. Зрелые спермии Mysidae: a—f Parapodopsis; g—Protosiriella.

a и g—нормальные фиксированные в парах осмиевой кислоты и окрашенные по Бионди; b—f—после пребывания в разведенной морской воде или в дестиллир. воде. Увелич. ок. 3500 раз.

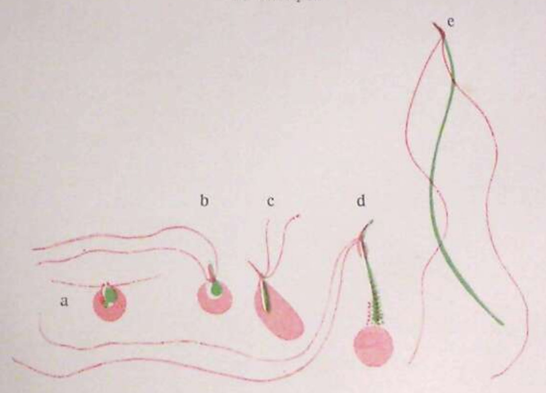



Рис. 27. Спермиогенез турбеллярии Procerodes; окраска по Бионди. Увелич. ок. 3500 раз.

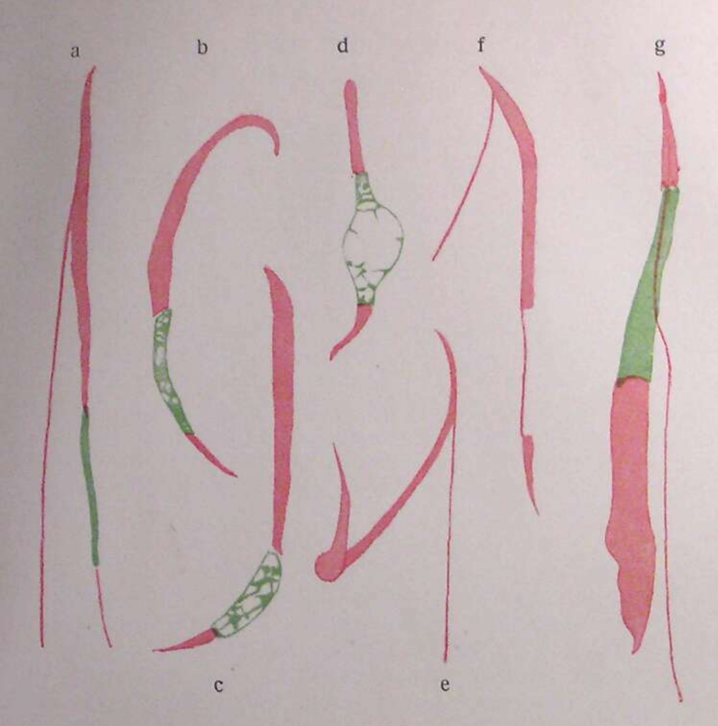



Рис. 26. Зрелые спермии Mysidae: a—f Parapodopsis; g—Protosiriella.

а и g—нормальные фиксированные в парах осмиевой кислоты и окрашенные по Бионди; b—f—после пребывания в разведенной морской воде или в дестиллир. воде. Увелич. ок. 3500 раз.

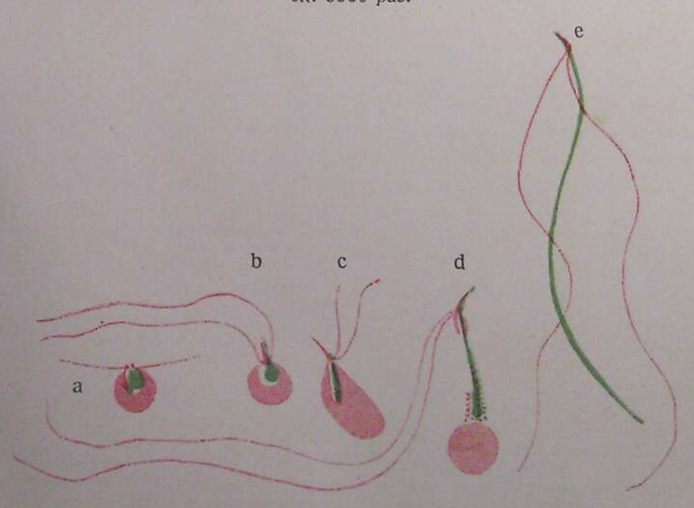



Рис. 27. Спермиогенез турбеллярии Procerodes; окраска по Бионди. Увелич. ок. 3500 раз.

либо вида животных или растений действительно перевернуло бы все наши представления об оплодотворении и наследственности, мне доставило особенное удовлетворение опровергнуть эти находки. Как у Balanus, так и у Lepas спермии обладают типической состоящей из хроматина головкой, которая также интенсивно окрашивается в зеленый цвет по Бионди, как и во всех других случаях.

Ошибка Балловица должна быть приписана тому обстоятельству, что он не применял специальных хроматиновых окрасок и не изучал развития спермиев; он искал только утолщения интенсивно окрашивающегося вещества спереди от тонкого хвоста. Но в данном случае взаимное расположение хвоста и головки оказывается очень своеобразным. Спермий здесь сложился в петлю, причем место перегиба занимает шейка, от которой назад параллельно друг другу идут две нити: хвостовая и ядерная (нить головки). В живом спермии эти две нити связаны между собой и одеты одной полупроницаемой перепонкой, так что они образуют одну подвижную нить, двойственность которой ничто не выдает. При окраске живых спермиев слабым раствором Бионди происходит легкая мацерация, причем ясно выступает более или менее красная «шейка» (может быть, вообще проксимальная часть хвоста), красная хвостовая нить и зеленое длинное ядро, на противоположном заднем конце которого никаких следов перфораторния не заметно[1] (Balanus, рис. 25 *b*).

При дальнейшей мацерации может выступить и продольная скелетная нить головки (рис. 25 *a*—Lepas). Иногда и хвостовая нить и продольная скелетная нить головки расщепляются на многочисленные фибрилли, как это видно на рисунках Балловица. Именно это расщепление спермия по всей его длине и заставило Балловица отрицать наличие в спермии головки, которую он искал только на переднем конце. Однако и он обратил внимание на то, что по расщеплении спермия одна из нитей окрашивается более интенсивно, чем другие, но, не применяя специальных ядерных окрасок и не изучив спермиогенеза, он не мог сделать правильного вывода из этого наблюдения.

Перегиб спермия в области шейки между хвостом и головкой не представляет собой редкого свойственного только усоногим ракам исключения; наоборот, это явление широко распростра-

[1] Возможно, что перфораторий при развитии остается на месте своего возникновения у большинства жгутиковых спермиев, т. е. близ центральных телец на границе между ядром и началом хвоста, откуда он обычно переходит к проксимальному и среднему концам головки. В таком случае перфораторий здесь оказывается лежащим в месте перегиба и соединен с тем образованием, которое выше названо шейкой и которое физиологически выполняет функцию перфоратория. *(Прим. автора к наст. изданию.)*

нено у других ракообразных: Isopoda, Amphipoda и Schizopoda. Мною были изучены спермии Idotea, Spheroma, Gammarus и различных Mysidae. На рис. 26 я изображаю строение спермиев двух живущих в Черном море мизид: Parapodopsis cornuta и Protosiriella sp. У обоих видов имеются очень длинные неподвижные хвостовые нити, одетые хитиновым чехлом; изображен только проксимальный конец их. У исследованных мною видов короткое (головное) колено спермия состоит из следующих частей, начиная со свободного конца: 1) из ясно выраженного «перфоратория», который у Protosiriella (рис. 26 *g*) достигает особенно сильного развития и обнаруживает наклонность при уменьшении внешнего осмотического давления раздуваться в шар; 2) из хроматиновой части головки, удлиненная форма которой определяется продольной нитью (рис. 26 *f*); 3) из сильно окрашивающегося зернышка, вероятно проксимального центрального тельца (рис. 26 *a*, *g*) и 4) из отрезка, занимающего место перегиба, который я всего охотнее сравнил бы с хвостовым пузырем спермиев десятиногих раков; от этого последнего отдела идет назад параллельно головному колену неподвижная хвостовая нить, длина которой во много раз превышает длину головки.

Здесь не место вдаваться в подробности спермиогенеза Mysidae, который подтверждает изложенное выше толкование плана строения зрелого спермия и позволяет провести сравнение между спермиями Decapoda и Mysidae. Наше внимание привлекает лишь сходство между спермиями Mysidae и Cirripedia. Это сходство ограничивается, однако, наличием перегиба, но у Cirripedia оба колена возникшей петли оказываются приблизительно равной величины, оба связаны общей полупроницаемой перепонкой в одну подвижную нить.

На рис. 26 *e—f* изображены скелеты спермиев Parapodopsis после обработки щелочами и кислотами и после полного растворения хроматина, о чем было упомянуто выше в отделе 4.

### 2) Спермии турбеллярий

Спермии турбеллярий уклоняются еще более от обычного типа, чем спермии Cirripedia; в глазах большинства изучавших их исследователей они представлялись еще более загадочными, чем спермии Decapoda. После того как я изучил строение и историю развития этих последних, было естественно, что меня привлекала задача разгадать структуру спермиев турбеллярий. Г. Ретциус [1], описавший спермии у некоторых, частью неопределенных видов, выражается относительно одной из исследованных им форм следующим образом: «Нет разделения на обычные отделы спермия, нет центральных телец и т. д.; перед этими спермиями стоишь беспомощным, и я не хочу строить никаких гипотез об их организации и об их значении». Относительно другой резко уклоняющейся формы Ретциус пишет: «И относительно этой приходится оставаться в нерешительности: что здесь спереди, что сзади, где головка, где хвост. Обычные границы различных отделов и здесь отсутствуют». Впрочем, Лютер [1] и Бёмиг [2] описали спермиогенез некоторых турбеллярий, и их описания позволяют убедиться в том, что в этих спермиях есть и головка, и одно центральное тельце, и хвост. Тем не менее на последнем конгрессе немецких анатомов (1907) Э. Балловиц [3] утверждал, что у турбеллярий такие же «апиренные» безъядерные спермии, как у Cirripedia. Присутствующий на конгрессе Лютер указал докладчику на свою работу и работу Бёминга, в которой описывалась судьба ядра при развитии спермия. Но эти исследования не показались Э. Балловицу достаточно убедительными, и в своей последней снабженной таблицами работе о спермиях турбеллярий [4] он снова настаивает на своем ранее высказанном мнении о безъядерности этих спермиев. О работах Лютера и Бёминга он высказывается здесь таким образом: «обе этих спермиогенетических работы по моему мнению еще не дают удовлетворительного объяснения моих наблюдений над зрелыми спермиями и требуют дальнейших исследований по развитию этих интересных образований у турбеллярий» (стр. 20).

Я изучал живые спермии и спермиогенез (отчасти тоже на живых сперматидах, частью на разрезах) у различных видов турбеллярий Черного и Средиземного морей [5]. Исследованные

[1] G. Retzius, Die Spermien der Turbellarien, Biologische Untersuchungen, Bd. 13, Stockholm, 1906.



[1] Luther, Z. für wiss. Zoologie, Bd. 77, 1904.

[2] Böhming, Z. für wiss. Zoologie, Bd. 81, 1906.

[3] E. Ballowitz, Verhandl. der Anatom. Gesellsch. auf der Versamml. in Würzburg, 1907.

[4] E. Ballowitz, Archiv. für mikr. Anatomie, Bd. 71, 1907.

[5] Необходимо изучить хорошо систематику местных форм данного бассейна, чтобы определить точно виды морских турбеллярий. Поэтому не трудно понять, почему Ретциус обозначал исследованные им формы не видовыми названиями, а буквами *A*, *B*, *C*, *D*... Особенно трудно определить виды Rhabdocoela Черного моря. Еще недавно эта задача казалась не такой сложной, так как можно было пользоваться монографией севастопольских турбеллярий, написанной Е. Переяславцевой. Но ф. Графф, работавший в Севастополе после смерти Переяславцевой, отказался признать ее работу, вычеркнул почти все установленные ею виды и установил свои новые. Только третий беспристрастный ученый может разобраться в том, кто из этих двух авторов прав. А неспециалисту в настоящее время очень трудно определить виды севастопольских турбеллярий. Приводимые мною обозначения я заимствую отчасти из работы Переяславцевой, отчасти у Граффа и с этой оговоркой привожу следующий их перечень: Aphanostoma pulchella Per., Darwinia albomaculata Per., Convoluta confusa v.

мною спермии турбеллярий показывают два резко обособленных типа организации. Один тип спермиев (Polyclades: Leptoplana, Stylochus; Acoela: Aphanostoma, Darwinia, Convoluta; триклада, паразитирующая на камбале) по внешней форме всего более похож на трипаносом с той разницей, что вместо одной волнистой перепонки у этих спермиев их две, по краям уплощенного длинного тела. Именно перед объяснением таких спермиев Ретциус остановился «беспомощно». Второй тип спермиев я получал у Procerodes segmentatus и у Monotus; здесь спермий состоит из трех нитей, на одном конце соединенных между собой; одна из них отличается своей толщиной от двух других, имеющих вид сократимых жгутов. Этот тип спермиев изучал Балловиц, который принял все три нити за хвостовые, так как по его методике все они красятся одинаково и все одинаково распадаются на фибрилли. С описания спермия этого типа я и хочу начать. На рис. 27 *e* изображен зрелый спермий Procerodes, окрашенный по методу Бионди. Разница между тремя нитями—ядерной, на препарате яркозеленой—и двумя хвостовыми, красными, совершенно отчетлива, так что невозможно не признать за средней нитью значения головки. Последняя имеет вид слабо скрученного хроматинового цилиндра. Обе тонких нити являются, конечно, жгутами. Сходство с описанными в предыдущем отделе спермиями ракообразных очевидно. И здесь и там мы видим перегиб спермия в том месте, которое я сравнивал с хвостовой капсулой Decapoda. Разница только в том, что вместо одной хвостовой нити, идущей параллельно вытянутому ядру назад, здесь имеются две таких нити. У Monotus мы находим такое же строение лишь с той интересной для нас особенностью, что головка здесь обвита спирально закрученной скелетной нитью (рис. 28 *i*).

Что мое толкование структуры спермия справедливо, показывает история развития. Рис. 27 *a—d* изображают спермиогенез Procerodes. Здесь можно проследить постепенные изменения ядра; на рис. 27 *d* заметны даже следы спиральной скелетной нити. Жгуты стоят в связи с центральными тельцами (27 *a*). Значение иглы, связывающей все три нити, мне еще не ясно: может быть, это—гомолог хвостового пузыря, как у Mysidae, а может быть игла развилась из центротеки, которая, вместо того чтобы перейти на проксимальный конец головки, удержала свое положение вблизи центральных телец; в таком случае эта игла соответствует перфораторию.

---

Graff, Macrorhynchus sp., Monotus sp., Procerodes segmentatus, Leptoplana, Stylochus. Кроме того, я изучал спермии у ряда не определенных мною турбеллярий, в том числе у одного, повидимому, нового вида триклад, живущего паразитически на коже камбалы.



Чтобы исследовать спермиогенез, нет необходимости пользоваться окрашенными препаратами. На рис. 28 *a—h* изображен спермиогенез Monotus по живым клеткам, и мы узнаем здесь те же процессы, которые были описаны по препаратам сперматид Procerodes. Рис. 28 *h* отличается только тем от окрашенного препарата зрелого спермия 28 *i*, что на проксимальном конце головки еще остается комочек протоплазмы. Извитая спираль-

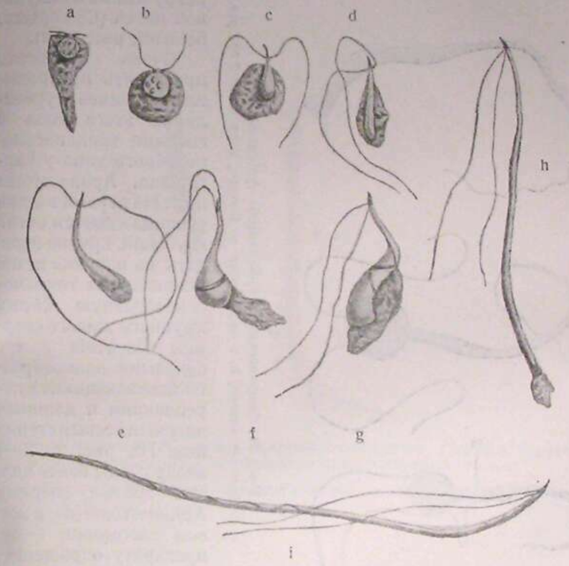



Рис. 23. Спермиогенез турбеллярии Monotus.
a—f—живые сперматиды; g—зрелый спермий, окрашенный по Бионди. Увел. около 3 500 раз.

ная нить, которую на живом спермии не видно, но которая заметна на спермии, окрашенном по Бионди (рис. 28 *i*), ясно заметна на некоторых более ранних стадиях развития сперматиды (рис. 28 *f* и *g*).

Таким образом, спермии этого типа только в двух отношениях отличаются от обычных: во-первых, спермий здесь, как у Cirripedia, Isopoda, Amphipoda и Schizopoda, согнут посредине, а во-вторых, здесь не одна, а две хвостовые нити. Но послед-

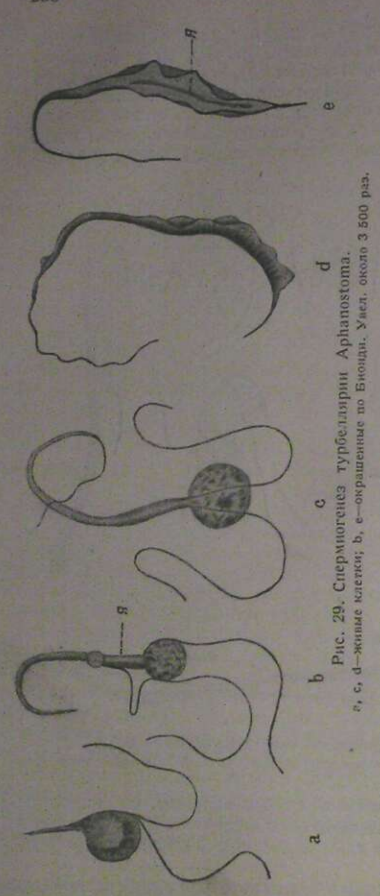



Рис. 29. Спермиогенез турбеллярии Aphanostoma.
a, c, d—живые клетки; b, e—окрашенные по Бионди. Увел. около 3 500 раз.

нему обстоятельству нельзя приписывать существенного значения, так как и у многих обычных жгутиковых спермиев хвост часто состоит из двух перекрученных между собой нитей (Coleoptera, Selachii; рис. 13 *a*).

Очень интересно проследить превращение спермиев турбеллярий этого типа в спермии трипаносомоподобного типа у Leptoplana, Aphanostoma и др. На первый взгляд разница кажется очень глубокой. Трудно передать на рисунке вечно меняющуюся трипаносомообразную форму крупного живого спермия Darwinia с его боковыми волнообразно извивающимися перепонками и длинным ядерным осевым стержнем. На рис. 29 *d*—*e* изображены более мелкие зрелые спермии Aphanostoma (*d*— в живом состоянии, *e*—по препарату, окрашенному по Бионди). Аксиальное утолщение соответствует, несомненно, ядру, так как по Бионди окрашивается в зеленый цвет. Боковые волнистые перепонки поддерживаются двумя опорными фибриллями, окрашивающимися в ярко красный цвет (рис. 29 *e*). Нитевидное ядро при изменении внешнего осмотического давления стремится приблизиться к ша-

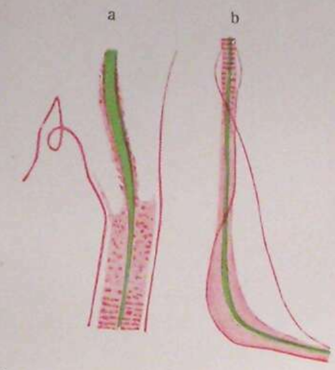



Рис. 30. Средняя часть зрелых трипаносомообразных спермиев турбеллярий, окрашенных по Бионди и слегка мацерированных:

a—Darwinia; b—Leptoplana. Увелич. ок. 3500 раз.

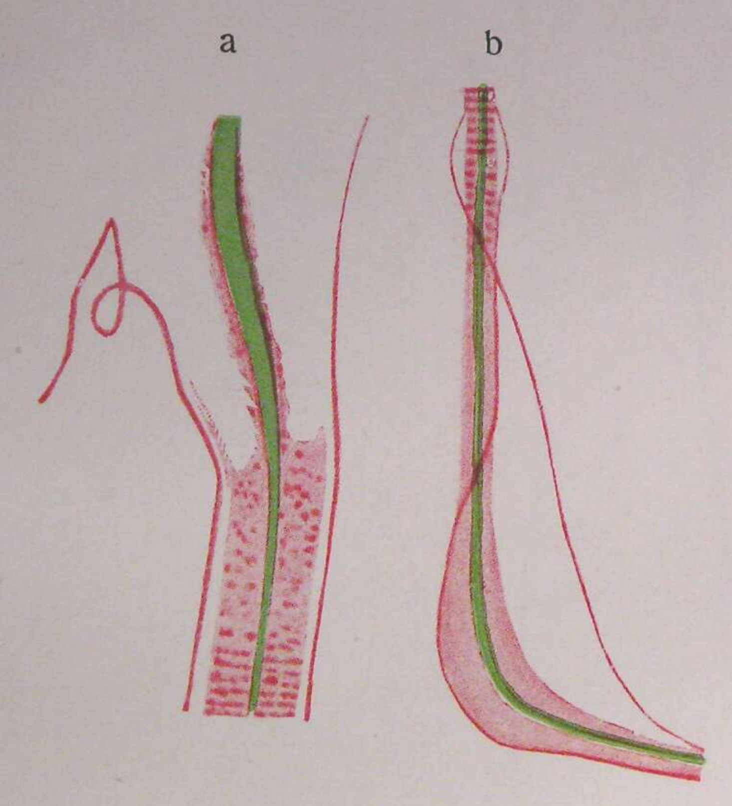



Рис. 30. Средняя часть зрелых трипаносомообразных спермиев турбеллярий, окрашенных по Бионди и слегка мацерированных:

a—Darwinia; b—Leptoplana. Увелич. ок. 3500 раз.

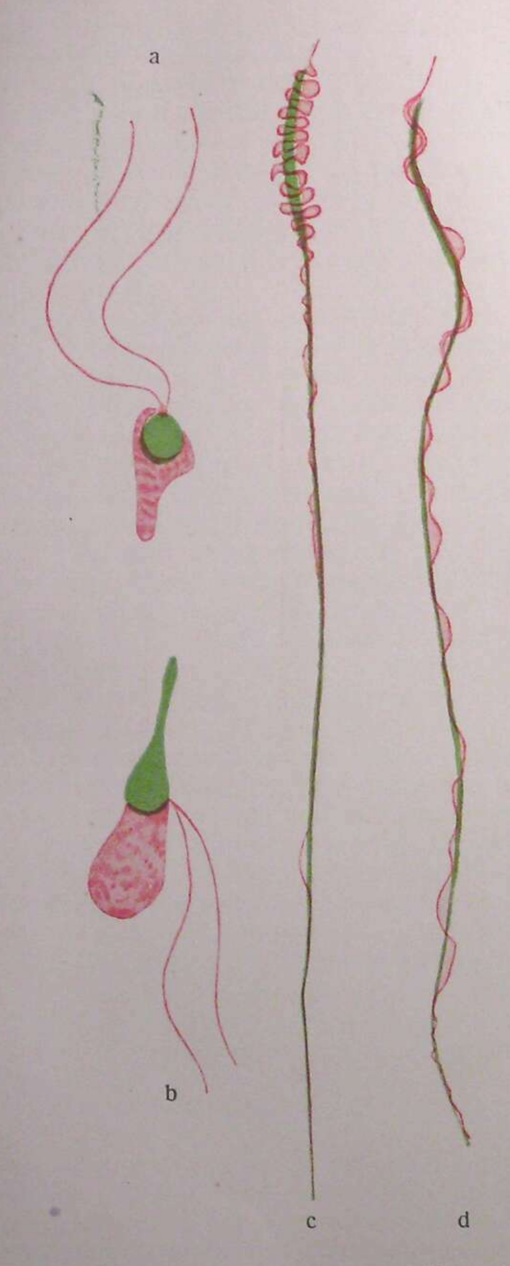



Рис. 31. Спермиогенез турбеллярии Macrorhynchus:

a, b—живые сперматиды; c, d—зрелые спермии, окрашенные по Бионди и слегка мацерированные. Увелич. ок. 3500 раз.

ровидной форме, и тогда особенно ясно выступает определяющее форму скелетное спиральное волокно. Еще яснее видна структура легко мацерирующихся спермиев Darwinia (рис. 30 *a*) и Leptoplana (рис. 30 *b*), окрашенных по Бионди. Занимающее аксиальное положение зеленое ядро и обе красных краевых нити по своей ясности не оставляют желать ничего лучшего. Хорошо видна поперечная полосатость; представляется весьма вероятным, что причину ее следует искать в спиральной скелетной нити, которая однако не тождественна с самостоятельной спиральной нитью ядра.

Таким образом, и здесь не может быть речи об отсутствии ядра. Но каким образом связать этот спермий с другими? Ответ на этот вопрос следует искать в спермиогенезе.

У всех трех рассмотренных видов молодые сперматиды имеют вид шарообразной клетки с шарообразным ядром и двумя направленными назад хвостовыми нитями, как у Procerodes или Monotus. Мало-помалу перед ядром начинает вырастать игла, которая напоминает иглу Procerodes и Monotus, связывающую ядерную нить с обеими хвостовыми. На рис. 29 *a* изображена живая сперматида Aphanostoma, в центре которой просвечивает прозрачное ядро, перед ним игла, а назад расходятся две хвостовые свободные нити. Более позднюю стадию развития сперматиды по окрашенному препарату представляет рис. 29 *b*. Зеленое ядро имеет здесь уже вытянутую форму, спереди к нему примыкает розовая игла, отделенная вакуолью, очевидно посмертного происхождения. Сзади ядра—капля протоплазмы, сжатая между свободно выходящими назад хвостовыми нитями. Эти нити берут начало с места соединения иглы с головкой, как у описанных выше сперматид Monotus и Procerodes (ср. рис. 27 и 28). На рис. 29 *b* с левой стороны хвостовая скелетная нить в области ядра образовала петлю и потому видна на всем протяжении от самого основания иглы, а справа соответствующая нить, очевидно, тесно примыкает к ядру и потому не окрасилась.

При дальнейшем развитии сперматиды хвостовые нити не удлиняются, между тем как ядро растет назад и по мере его удлинения к нему с боков пристают хвостовые нити. Эти скелетные нити становятся краевыми волокнами ундулирующих мембран (рис. 29 с, *d*, *e*).

Интересное отступление от этого типа мы встречаем у Macrorhynchus: зрелые спермии обладают здесь не двумя, как у Aphanostoma и др., а только одной ундулирующей мембраной по всей длине спермия, между тем как сперматиды снабжены, как обычно, двумя нитями (рис. 31 *a*, *b*). Но при дальнейшем росте ядра обе эти нити прилипают к нему не с двух сторон, но сближаются друг с другом с одной стороны. Это и является причиной того, что

здесь зрелый спермий имеет только одну ундулирующую мембрану, краевое волокно которой при окраске по Бионди обнаруживает иногда свое двойственное происхождение (рис. 31 *c*, *d*).

Процесс превращения свободных жгутов Procerodes в ундулирующие мембраны Aphanostoma и др. является превосходной иллюстрацией определения формы клетки при помощи скелетных волокон. В основе и того и другого образования лежат идентичные скелетные нити: если нити идут свободно и снабжены собственной плазматической оболочкой, то мы имеем перед собой жгуты; если же они прилипают к головке, то протоплазма между ними и ядром натягивается, и они становятся краевыми волокнами ундулирующих мембран.

Выше я сравнил спермии Darwinia и др. с трипаносомой, и это сравнение не ограничивается одним внешним сходством, а оказывается глубоким тождеством в плане строения скелета. У трипаносом ундулирующие мембраны точно так же поддерживаются краевыми скелетными волокнами и обязаны своим происхождением, по всей вероятности, прилипшим к клеточному телу жгутам. У другого представителя жгутиковых Trichomonas lacertae мы находим также ундулирующую мембрану, поддерживаемую краевым волокном, в то время как ближайший родственник этой формы Trichomastix lacertae вместо ундулирующей мембраны снабжен свободным жгутом. Макс Гартман высказывает это мнение в своем практикуме протистологии: «краевая нить Trichomonas соответствует волочащемуся жгуту Trichomastix, который на значительном протяжении сливается с телом и образует ундулирующую мембрану» [1].

Совершенно так же и ундулирующие мембраны Darwinia и др. могут быть выведены из свободных жгутов Procerodes.

### 3) Спермии пауков

Уже давно известно (J. Wagner, 1896; H. Rösenberg, 1905), что спермии паукообразных претерпевают своеобразное регрессивное развитие. Спермии, находящиеся в семенных железах, построены совершенно по нормальному типу; они обладают длинной цилиндрической головкой с перфораторием, продольной и двумя спиральными скелетными нитями и подвижной хвостовой нитью, которая отделена от головки протоплазматическим пузырьком, занимающим место шейки (рис. 32 *a*). Для полного созревания нехватает только отрыва протоплазматического пузырька и окончательного сформирования шейки. Вместо этого шейный пузырек раздувается, головка и хвост обвертываются вокруг него, и спермий превращается в яйцеобразное или шарообразное тельце, одетое твердой оболочкой. В семяпроводах встречаются только такие ошаренные спермии. У большинства видов пауков самец вводит в свой семяпровод пальпу и насысывает в нее ошаренные спермии. При совокуплении пальпа вводится в половое отверстие самки.

[1] Max Hartmann, Praktikum der Protozoologie, S. 119, 1907.



Своеобразные особенности акта спаривания позволяют понять, что спермии должны быть предохранены от механических

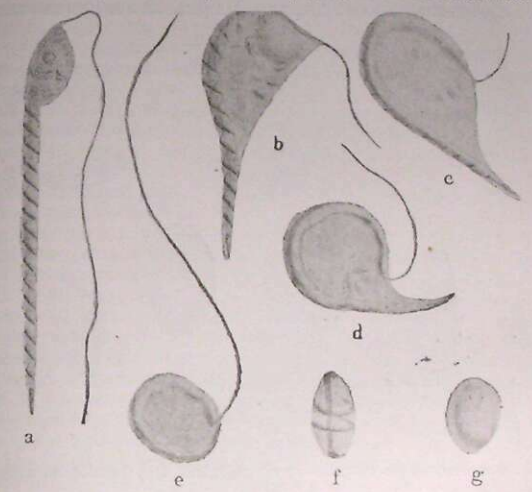



**Рис.** 32. **Инцистирование спермия паука Opilio (?) по живым клеткам. Увел. около 3 500 раз.**

повреждений во время насасывания в пальпу и выпрыскивания из нее. Спрашивается однако, для чего спермий, раньше чем принять форму шаровидной клетки, в которой окрашивание выявляет более или менее округлое ядро, развивается предварительно в сложную жгутиковую клетку. Или мы должны здесь видеть блестящую иллюстрацию так наз. «биогенетического закона»: онтогенез здесь как будто повторяет филогенез, и органы, исчезающие у зрелых спермиев на ранних стадиях, тем не менее достигают полного развития.

При изучении спермиогенеза в семенниках трех видов пауков—Opilio (?), Agaelena, Pardosa—я убедился, что в течение гистиогенеза никаких явлений дегенерации здесь не наблю-

дается. Нет никаких оснований предполагать, чтобы какой-либо заложенный на ранних стадиях орган исчезал в течение дальнейшего развития. Превращение жгутикового спермия в яйцевидное образование следует рассматривать равнозначащим инцистированию.

На рис. 32 и 33 я изображаю процесс инцистирования у Opilio и Agaelena; ни один из рисунков не схематизирован, все они точно изображают живые спермии. На рис. 32 *a* мы видим спер-

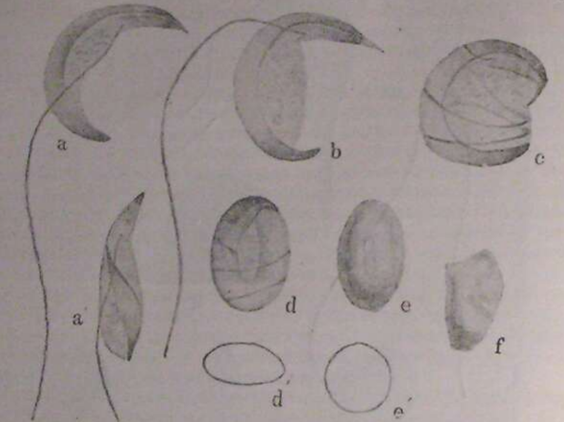



Рис. 33. Инцистирование спермия паука Agaelena labyrinthica по живым клеткам.
Увел. около 3 500 раз.

мий, наиболее близкий к нормальному типу. Редко удается у какого-либо вида наблюдать спиральную нить головки с такой ясностью, как здесь. Бросается в глаза протоплазматический пузырек в области шейки. Подобные пузырки—остатки протоплазматического тела сперматиды—часто наблюдаются при спермиогенезе, но они обыкновенно сбрасываются при дальнейшем развитии. Здесь пузырек не сбрасывается, но, наоборот, начинает разрастаться.

Впрочем начинающийся процесс неправильно называть разрастанием, так как никакого увеличения объема при этом не происходит. Спермий естественно одет жидкой протоплазматической оболочкой, и эта оболочка, продолжающаяся, как и в других случаях, непрерывно с одного отдела спермия на другой,



начинает стягиваться; это создает впечатление, как будто вследствие каких-то внутренних причин поверхностное натяжение ее повышается. Мы знаем, какие явления вызывает повышение поверхностного натяжения мембраны под влиянием внешних причин в гипотонических растворах. В результате плазмолиза натянутая от разбухания спермия перепонка преодолевает сопротивление твердого скелета и вынуждает спермий принять шаровидную форму. Но натяжение полупроницаемой перепонки может быть повышено химическим изменением ее вещества, и результат получится тот же, т. е. ошаривание спермия и притом без увеличения объема. Рассматривая ряд изменений на рис. 32, мы видим в 32 *b* начало контракции. Полупроницаемая перепонка отошла с одной стороны головки, половина которой в результате согнулась дугой, скелетные волокна при этом нисколько не пострадали. На рис. 32 *c* и *d* контракция полупроницаемой перепонки усилилась, и головка свернулась в кольцо (рис. 32*e*). Эта контракция не только не сопровождается увеличением объема, как при плазмолизе, но, наоборот, объем даже уменьшается: вода выводится через полупроницаемую оболочку наружу, в связи с чем скелет становится все менее и менее ясным. Но даже на рис. 32 *e* видны следы его сохранности. На рис. 32 *f* видно, что хвостовая нить обвертывается вокруг яйцевидного спермия. Объем последнего еще некоторое время сжимается, и на поверхности выделяется твердая блестящая оболочка, которая совсем скрывает внутреннюю структуру. Спермий, изображенный на рис. 32 *g*, *f*, взят уже из семяпровода. При кипячении таких спермиев в щелочи они не растворяются. Повидимому циста подобно хвостовой капсуле спермия Decapoda состоит здесь из хитина.

На рис. 33 мы можем проследить такой же процесс у Agaelena labyrinthica. Рис. 33 *a* и *a'* представляют живой спермий сбоку и сзади перед началом процесса контракции. Своеобразная серповидно-закрученная форма головки определяется продольной и спиральной нитями, которые хорошо видны на окрашенных по Бионди препаратах. Хвостовая нить отходит от передней трети головки недалеко от перфоратория. Довольно объемистая протоплазматическая масса одевает две задних трети головки. Начало стяжения полупроницаемой оболочки мы видим на рис. 33 *b*. На рис. 33 *c* хвостовая нить уже обвилась вокруг тела спермия. При дальнейшей контракции, сопровождающейся уменьшением объема, спермий принимает сначала форму несколько сдавленного эллипсоида, а затем эллипсоида вращения (рис. 33 *d'* и *e'* изображают поперечник цисты). Рис. 33 *f* изображает результат кипячения цисты в KOH.

Сходство этого процесса с описанными во втором отделе настоящей работы плазмолитическими явлениями бросается в глаза. Единственное отличие—уменьшение объема вме-

сто увеличения—объясняется тем, что повышение натяжения оболочки происходит здесь от внутренних причин, вероятно, от химического изменения полупроницаемой оболочки. Плазмолитическая реакция, как известно, обратима. В описанном своеобразном процессе в спермиях пауков нет ничего такого, что заставляло бы признавать необратимость реакции в данном случае. Естественно возникает предположение, что должен наступить момент, когда окружающая свернутый спермий циста лопнет, натяжение полупроницаемой перепонки понизится и спермий благодаря эластическим свойствам своего неповрежденного скелета примет свою прежнюю форму.

Такое раскручивание спермия следует, очевидно, ожидать при оплодотворении, и я потратил немало труда на то, чтобы определить, в каком состоянии находятся спермии в семяприемнике самки. Я исследовал в течение летних и осенних месяцев много десятков самок, но безрезультатно: семяприемники у зрелых самок оказывались пустыми. Я хотел уже бросить поиски и подобно моим предшественникам заключить свою работу простым указанием на вероятность того, что спермий перед оплодотворением раскручивается. Но в октябре этого года, когда настоящая работа была почти закончена, я случайно наткнулся на самку паука неизвестного мне вида с заполненным спермиями семяприемником. Часть этих спермиев была еще инцистирована, между тем как другие, очень похожие по строению на спермии Agaelena (рис. 33 *a*), быстро двигались при помощи своих жгутов. Перед моими глазами лопались многие цисты, и из них выходили спермии. Таким образом, моя гипотеза получила полное подтверждение: процесс спермиогенеза у пауков может служить превосходной иллюстрацией роли клеточного скелета.

# IV. ИССЛЕДОВАНИЯ О ФОРМЕ КЛЕТОК

## III

## О СОКРАТИМОСТИ СТЕБЕЛЬКА ZOOTHAMNIUM ALTERNANS [1]

### ВВЕДЕНИЕ

В своих «Исследованиях о форме клеток» [2] я выдвинул следующую цитологическую проблему: каким образом в клетке совмещаются признаки твердого и жидкого аггрегатного состояния, т. е. почему при несомненно жидких свойствах протоплазмы клетки обладают стойкой, иногда весьма сложной внешней формой? Я предложил такое разрешение этой проблемы: во всякой клетке, или во всякой части клетки, форма которой отличается от шарообразной, имеется твердый скелет, придающий определенные внешние очертания жидкой протоплазме. Скелет клетки может представлять замкнутую оболочку, как у растений, или внутренний панцырь (многие Protozoa), или же он слагается из эластических волокон. В головке спермиев разнообразных животных [3] я нашел объект, на котором с особенной наглядностью можно показать, что волокна являются здесь действительно скелетными образованиями и не имеют никакого отношения к сократимости, так как головки рассмотренных спермиев совершенно неподвижны. Я предостерегал против увлечения некоторых цитологов, склонных во всяком волокне видеть сократимое образование, и утверждал, что в клетке всякое с о к р а т и м о е волокно должно быть само сложным двуфазным образованием, т. е. должно состоять из твердого скелета и жидкой про-

---

[1] Напечатано в Биол. журнале, т. II, кн. 1-я и 2-я, стр. 55—136, Москва, 1911, и на немецком языке: Studien über die Gestalt der Zelle, Theil III, и Untersuchungen über die Kontraktilität von Zoothamnium alternans, Archiv für Zellforschung, Bd. 7, 1911.

[2] Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 67, 1906, и Ученые записки Моск. унив., 1905. См. статью I настоящей книги.

[3] Archiv für Zellforschung, Bd. 2, 1908. См. статью III настоящей книги.

топлазмы. Чтобы иллюстрировать свою мысль, я на примере сократимого стебелька сувойки[1] пытался показать, каким образом мы можем представить себе строение и функции сократимых клеточных фибриллей. При этом я пользовался, однако, не собственными наблюдениями, но наиболее подробными имевшимися в литературе исследованиями Г. Энтца[2].

После того как исследованиями, касавшимися преимущественно строения спермиев, я доказал, что клеточные фибрилли могут в известных случаях играть исключительно скелетную формативную роль, и после того как тот же принцип был проведен в особенности в ряде превосходных исследований Р. Гольдшмидта[3] и его учеников, описывавших скелет мускульной, нервной и мерцательной клетки, я решил обратиться к изучению более сложного случая сократимых фибриллей и прежде всего остановился на том объекте, которым уже ранее по чужим исследованиям пользовался для иллюстрации своей теории. При самостоятельном изучении мне пришлось в некоторых пунктах исправить то описание структуры стебелька сувойки, которое дал Г. Энтц, а потому и объяснение функции этого стебелька оказалось несколько отличным. Но основной принцип предлагаемого мной теперь объяснения остался прежний: стебелек сувойки состоит из жидкой протоплазмы и твердого скелета; протоплазма сокращается, т. е. приближается к сферической форме, типичной для всякой жидкой капли, а скелет определяет внешнюю форму сокращения.

Хотя сувойки являются по преимуществу пресноводными инфузориями, тем не менее своим объектом я избрал морских представителей. Это было необходимо для того, чтобы иметь возможность пользоваться выработанным мной методом изменения осмотического давления, который при прежних исследованиях дал мне особенно много для выяснения тончайшего строения клетки. Этот метод привел меня действительно к определенным результатам и сделал излишним пользование методами фиксации, окраски и разрезов.

Из морских сувоек наиболее удобным объектом оказался Zoothamnium alternans, многочисленные колонии которого мне доставлялись почти ежедневно во время моего пребывания на зоологических станциях в Неаполе (январь 1910) и Виллафранке

[1] Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 67, p. 539, ff.; см. стр. 187 и сл. настоящего издания.

[2] Math. und naturwiss. Berichte aus Ungarn, Bd. 10, 1893.

[3] R. Goldschmidt: 1) Lebensgeschichte der Mastigamoeben. Archiv f. Protistenkunde, Suppl. I, 1907; 2) Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris, Arch. für Zellforschung, Bd. 4; 3) Sind die Neurofibrillen das leitende Element des Nervensystems? Sitzber. Ges. Morph. und Phys., München, 1910; 4) Das Nervensystem von Ascaris, Festschrift für R. Hertwig, Bd. 2, 1910.



(июнь—июль 1910). Излюбленным местом нахождения этого красивого, очень удобного для экспериментов организма являются ветки различных прибрежных мшанок (Zoobothrium и др.). Кроме того, я изучал строение стебелька Zoothamnium mucedo и различных видов Vorticella, но для экспериментов эти формы гораздо менее удобны. При дальнейшем описании я буду иметь в виду главным образом Z. alternans и буду каждый раз оговариваться, когда придется останавливаться на других видах.

Я разделяю свое описание на две части. В первой части я рассмотрю строение и условия равновесия стебелька сувойки, а во второй—изложу ряд экспериментов, которые позволяют подойти к вопросу о силах, приводящих этот механизм в движение. Таким образом, первая часть может быть названа статикой, а вторая—динамикой стебелька сувойки.

## ЧАСТЬ I

## СТАТИКА СТЕБЕЛЬКА СУВОЙКИ

### Глава I

### СТРОЕНИЕ

#### 1. Вводные замечания

Колония Zoothamnium alternans имеет вид перышка длиной около 1 мм, которое прикреплено своим основным концом. Проксимальная часть ствола лишена боковых ветвей, которые начинаются приблизительно от границы нижней трети ствола и идут в два ряда, причем правые ветви чередуются с левыми. На боковых ветвях сидят двумя также чередующимися рядами головки. При сокращении вся колония сокращается более или менее одновременно, причем сначала закрываются обыкновенно головки дистальных ветвей, но движение быстро захватывает весь ствол, передаваясь в проксимальном направлении. Главный ствол складывается волнообразно, причем вершины волн соответствуют местам отхождения каждой из боковых ветвей, попеременно правых и левых; вместе с тем происходит скручивание по спирали. Таким же образом скручиваются и боковые ветви. Наиболее ясной картина представляется в нижней трети ствола, где боковые ветви не затемняют возникших здесь немногих волнообразных складок—иногда единственного колена: самая нижняя часть ствола не сокращается. По всей длине (за исключением самого проксимального несократимого отдела) строение ствола и боковых ветвей одинаково. Общая схема этого строения следующая.

Стебелек состоит из наружного полого прозрачного чехла (рис. 1 *e*), в канале которого свободно висит осевая нить—так наз. мионема. Мионема есть сложное образование и в свою очередь состоит из трубки или внутреннего (*i*) чехла, заполненного протоплазмой, которая диференцирована в два слоя: поверхностный слой зернистой протоплазмы я называю текоплазмой (*t*), а осевой сильно преломляющий свет столбик—киноплазмой (*k*). На границе между киноплазмой и текоплазмой располагаются тонкие продольные фибрилли (*f*). Оба чехла—наружный и внутренний, равно как фибрилли, являются твердыми скелетными образованиями, а текоплазма и киноплазма находятся в жидком аггрегатном состоянии. Доказательства, подтверждающие это, мы соберем ниже, при последовательном обзоре указанных пяти структурных элементов стебелька.

## 2. Наружный чехол

Наружный чехол представляет тонкостенную трубку, которая возникает, повидимому, из кутикулообразного выделения протоплазмы, образующегося только в стебельке и не имеющего никакого отношения к пелликуле, которая является самым поверхностным слоем головки. У сувоек, обладающих несократимым стебельком (напр. Epistylis), последний целиком соответствует наружному чехлу Zoothamnium и др. В химическом отношении вещество, из которого состоит стебелек, является весьма резистентным, не растворяясь ни в крепких щелочах (10% и 30% KOH), ни в дымящих минеральных кислотах ($H_2SO_4$, HCl, $HNO_3$). При посмертном загнивании и разрушении стебелька из всех его составных частей всего долее сохраняется наружный чехол. Вероятно, по своему химическому составу вещество, из которого построен чехол, принадлежит к группе альбуминоидов или альбумоидов, к которым относится большинство веществ, входящих в состав скелетных образований клетки (коллаген, эластин, кератин, пластин, централин, ретикулин и пр.). По своим физическим свойствам наружный чехол есть, очевидно, твердое тело, обладающее определенной формой. В естественном состоянии наружный чехол имеет форму прямой цилиндрической трубки. Если в сокращенном стебельке чехол принимает форму более или менее скрученной спирали, то это—вынужденное состояние, обусловленное, как это мы покажем ниже, сокращением мионемы. Как только воздействие со стороны последней прекращается, наружный чехол выпрямляется, возвращаясь благодаря своей эластичности к естественному состоянию. При разрушении мионемы наружный чехол окончательно выпрямляется и долгое время наблюдается в таком виде без изменений. Твердая стенка наружного чехла занимает лишь незначительную



часть пространства между наружными очертаниями стебелька и мионемой. Это подтверждается фактами двоякого рода. Во-первых, при сокращении стебелька мионема свободно перемещается в полости наружного чехла и на изгибах почти совершенно соприкасается с наружной поверхностью. Во-вторых, в местах наибольшего изгиба при скрученном стебельке наружный чехол образует глубокие складки, размеры которых не вяжутся с представлениями о сколько-нибудь значительной толщине стенки чехла (рис. 1).

Что касается тонкой структуры наружного чехла, то в некоторых случаях он представляется совершенно однородным, прозрачным. Но при известных условиях у разных сувоек удается наблюдать в наружном чехле продольную полосатость, а иногда и тонкую кольчатость, отличную от отмеченных выше складок. Данных, которые позволяли бы утверждать, что эта продольная полосатость и поперечная исчерченность являются результатом скрытой ячеистой структуры, в моем распоряжении не имеется.

Чем заполнено пространство между наружным чехлом и мионемой? Во всяком случае—жидкостью, так как в этом пространстве мионема перемещается свободно. Некоторые авторы называют эту жидкость мозговым веществом стебелька, сохраняя за наружным чехлом название коркового вещества. Мне представляется, однако, более вероятным, что пространство между наружным чехлом и мионемой заполнено морской водой. Дело в том, что при изменении осмотического давления окружающей морской воды, а также при

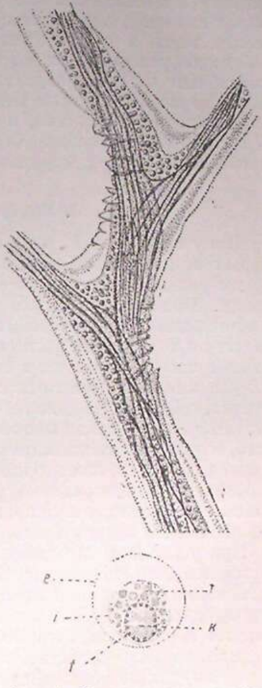



Рис. 1. Нижняя часть главного ствола Zoothamnium alternans с двумя боковыми ветвями.

е—наружный чехол; i—внутренний чехол; t—текоплазма; f—скелетные фибрилли; k—киноплазма.

изменении ее химического состава никаких изменений в наружном чехле (напр., сжатия или разбухания независимо от состояния мионемы) подметить не удается. Всего естественнее потому предположить, что наружный чехол свободно пропускает как воду, так и растворенные в ней неорганические соли, соотв. ионы, и в этом отношении соответствует целлюлезной оболочке растительных клеток. Это предположение представится нам особенно вероятным, когда мы примем во внимание, что морфологически чехол однороден, повидимому, с теми «хитиновыми» чашечками, в которые могут прятаться близкие к стебельчатым сувойкам Cothurnia, а в полость этих чашечек свободно проникает морская вода.

### 3. Внутренний чехол

Внутренний чехол, или чехол мионемы, играет по отношению к протоплазматическим частям мионемы ту же роль, как пелликула—по отношению к протоплазме головки. Подобно пелликуле чехол мионемы тесно прилежит к протоплазме и при действии гипер- и гипотонических растворов вместе с протоплазмой растягивается, соотв. сжимается, складываясь в последнем случае в складки. Но подобно тому как пелликула может в известных случаях, напр. при действии сапонина, сойти в виде кожицы с протоплазматического тела (von Provazek), так и чехол мионемы может обнаружиться особенно ясно, если его протоплазматическое содержимое вытечет или распадется на капли, как это показано ниже (см. рис. 2 *a*; 3; 4 *a*). В обоих случаях это, однако, уже посмертное явление, которому предшествует потеря полупроницаемости, характерной для живой пелликулы и для чехла мионемы.

При указанном отслаивании внутреннего чехла обнаруживается ясно, что это—твердое скелетное образование, обладающее определенной формой. В естественном состоянии—это такая же цилиндрическая трубка, как наружный чехол, только немного длиннее последнего. Результатом такого различия по длине является то обстоятельство, что при совершенно вытянутом стебельке внутренний чехол идет не по оси наружного, а обыкновенно заметно скручен спиралью.

В химическом отношении внутренний чехол почти так же резистентен по отношению к действию едких щелочей и минеральных кислот, как и наружный. В гниющих культурах нередко попадаются стебли, в которых остались только оба чехла, но попадаются и такие, от которых остался только наружный чехол.

Тонкой структуры во внутреннем чехле я подметить не мог. Часто, в особенности на изгибах и в гипертонических растворах, видны продольные и поперечные полосы; но ближайшее рассмотрение показывает, что это—складки, возникающие при сморщивании чехла (рис. 10 *a* и *b*).



### 4. Киноплазма и текоплазма

Жидкая протоплазма, заполняющая внутренний чехол, состоит из двух резко различных слоев. Сердцевинная протоплазма стебелька однородная, блестящая; на боковых ветвях и у молодых особей Z. alternans, а также на стебельке Vorticella она заполняет почти весь внутренний чехол. Однако более внимательное изучение убеждает, что и здесь она отделена от чехла тончайшим слоем текоплазмы. На нашем рисунке (рис. 1), относящемся к нижней части стебелька Z. alternans, корковый слой текоплазмы достигает значительной мощности: здесь передана характерная особенность текоплазмы—зернистость. Форэ-Фремье [1] называет эти зерна митохондриями, основываясь на отношении их к краскам; мне это сравнение не представляется убедительным. Присматриваясь к рисунку, мы видим, что в некоторых местах текоплазма и киноплазма лежат рядом друг с другом, как две полоски, каждая из которых одной из своих сторон как будто непосредственно прилежит к чехлу. И так как при этом полоски текоплазмы и киноплазмы на каждом колене стебелька меняются местами, то может показаться, что это действительно две нити, спирально скрученные одна вокруг другой. У Vorticella и молодых экземпляров Zoothamnium, где текоплазма развита очень слабо в сравнении с киноплазмой, она имеет вид одного ряда зерен, который обвивает блестящую нить киноплазмы. Но и здесь почти в каждом стебельке можно заметить, что отдельные зерна выходят из ряда и оказываются разбросанными во всех пунктах поверхности. А в нижней части ствола Zoothamnium alternans непосредственное наблюдение, в особенности на различных стадиях сокращения стебелька, обнаруживает, что киноплазма ни в одном пункте не соприкасается непосредственно с чехлом. Но так как при меньшей толщине стебелька картина становится менее ясна, то неудивительно, что Энтц описывал в мионеме сувоек две различных нити: зернистую аксонему (соотв. моей текоплазме) и гомогенную спазмонему (соотв. моей киноплазме). Если целый ряд признаков (текучесть, перемещение зернышек, нередко вакуоли) сразу выдает жидкие свойства текоплазмы, то киноплазму всего естественнее, казалось бы, принять за твердую эластическую нить, в пользу чего говорят прежде всего ее ровные очертания. И тем

[1] Archives de l'anatomie micr., pl. 19, fig. 18, 1910.

не менее имеются ясные доказательства ее жидкого аггрегатного состояния.

Во-первых, при понижении осмотического давления в гипотонических растворах можно вызвать ясную вакуолизацию киноплазмы. Сначала появляется в данном пункте первая совершенно шарообразная вакуоля, которая может заполнить почти весь поперечник киноплазмы; затем может возникнуть вторая вакуоля, причем при соприкосновении они давят друг на друга и оказываются разделенными плоской перегородкой; далее третья и т. д. (рис. 9 и 11). При перенесении в изотонический раствор вакуоли исчезают. Сократимость во время образования вакуолей остается нормальной, если гипотония раствора не была слишком значительна.

Рис. 2. Два различных типа распадения киноплазмы на капли у Z. alternans.

a—полное, b—неполное распадение.

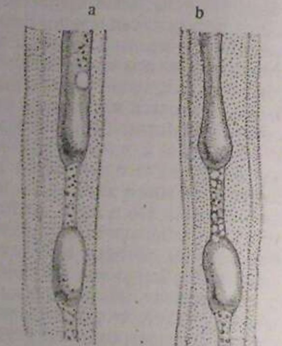


Рис. 3. Возникновение капли путем распада киноплазмы.

b—конец столбика киноплазмы перед отделением капли вздувается.

Второе яркое доказательство жидкого аггрегатного состояния киноплазмы заключается в следующем: при действии разнообразнейших внешних условий (вдвое и более разведенная



морская вода, сильно концентрированная морская вода, изосмотичные с морской водой растворы NaCl, KCl и пр.) столбик киноплазмы распадается на ряд правильных капель (рис. 2). В зависимости от условий, вызвавших распадение, капли могут быть крупнее или мельче. Мелкие капли имеют шарообразную форму, а при увеличении размеров они оказываются сплющенными, так как не умещаются в узком чехле мионемы; последний по большей части вздувается в месте образования капель и, наоборот, стягивается в промежутках между каплями. Киноплазма при распадении на капли сохраняет свой прежний вид, и никаких указаний на то, чтобы при этом происходили сколько-нибудь значительные перемены в ее химическом составе и в аггрегатном состоянии, не наблюдается; таким же образом происходило бы при известных условиях распадение на капли всякого столбика жидкости, напр., столбика ртути или нити тягучего сиропа. Что касается текоплазмы, то она, уступая давлению капель, втекает во все свободные промежутки и при этом сильно вакуолизируется. Описанная реакция распадения

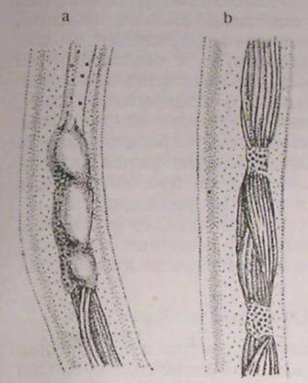


Рис. 4. При распадении киноплазмы на левом рис. (a) скелетные фибрилли на нижнем конце оторвавшейся капли остались целы, а на верхнем конце, повидимому, все за исключением двух разорвались.

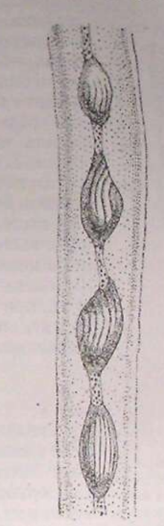
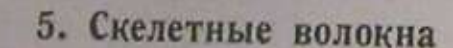


Рис. 5. Веретенообразная форма капель определяется направлением скелетных фибриллей.

киноплазмы наступает при определенных условиях с совершенной точностью; она легла в основу тех экспериментов, которым посвящена вторая часть моей работы. Возможность вакуолизации киноплазмы и распадения ее на капли несовместима с представлением о твердом аггрегатном состоянии. Единственный признак, который противоречит признанию киноплазмы за жидкость,—это ровные очертания киноплазматического столбика. В тех случаях, где текоплазма развита слабо, естественно было бы объяснить эти ровные очертания сдерживающим действием чехла мионемы, но к основной части ствола Z. alternans, где текоплазма сильно развита, такое объяснение неприменимо. Здесь, однако, очертания и не бывают вполне ровными: столбик киноплазмы то расширяется, то суживается и далеко не имеет формы правильного цилиндра. Но все же при естественных условиях она и здесь не распадается на капли: причина, сдерживающая это распадение, лежит, повидимому, в скелетных волокнах, размещающихся по поверхности киноплазмы.

Рис. 6. Между двумя каплями киноплазмы внутренний чехол и сократившиеся клеточные фибриллы принимают винтообразную форму.



### 5. Скелетные волокна

Скелетные волокна тянутся в пограничном слое киноплазмы по всей длине стебелька. Они идут более или менее параллельно друг другу, придерживаясь направления продольной оси стебелька, но с наклонностью обвиваться спиралью. Проследить на далекое расстояние каждое отдельное волокно трудно, но я никогда не замечал посредине стебелька ни свободных концов волокон, ни разветвлений их. При наблюдении следует остерегаться, чтобы не смешать со скелетными волокнами продольные складки чехла мионемы, возникающие при действии гипертонических растворов (рис. 10 *a* и *b*).

У одиночных форм, головка которых не отличается от головок в колониях Zoothamnium alternans и которые представляют собой, вероятно, родоначальные особи колоний, мне приходилось видеть, что одно из волокон по толщине резко отличается от других, на этой стадии едва заметных. Толстое волокно занимает здесь определенное положение вдоль той стороны киноплазмы, против которой лежит ряд зерен текоплазмы. На изгибах волокно оказывается на укороченной стороне, ближе к наружному чехлу



стебелька, а зернистая часть текоплазмы на длинной стороне, далеко отстоящей от наружного чехла.

На неизмененном живом стволе взрослых колоний Z. alternans я не мог найти особенно толстых волокон—все кажутся приблизительно одинаковыми. Возможно, однако, что такие толстые волокна и здесь имеются: намеки на них можно иногда заметить в стебельках, киноплазма которых распалась на капли. При таком распадении судьба скелетных волокон может быть различна.

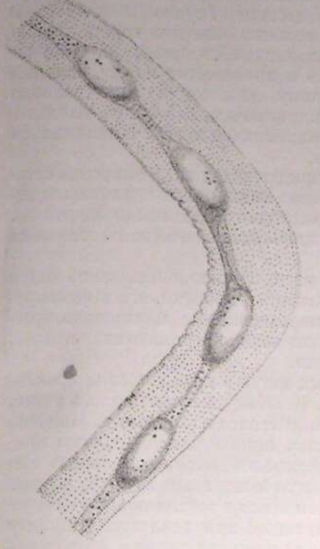


Рис. 7. Искривление стебелька в месте неполного разделения между двумя каплями киноплазмы.

Рис. 8. Проксимальный конец стебелька Z. alternans.

В некоторых случаях волокна при этом разрываются, и концы их, высовываясь на разных уровнях, придают верхней и нижней поверхностям киноплазматических капель несколько неровный вид (рис. 4). В других случаях разрыва волокон не происходит, но в промежутках между каплями киноплазмы волокна, окруженные уже текоплазмой, собираются в тонкий слабо заметный пучок. Киноплазматические капли при этом могут принимать

почти веретенообразную форму, и на поверхности их видны спирально закрученные параллельные волокна (рис. 5).

Случается, наконец, что большинство волокон при распадении киноплазмы на капли разрывается, но некоторые остаются целыми и в виде тонкого пучка переходят от капли к капле; нередко и на капле видно продолжение нити, которая в таком случае тянется непрерывно через ряд капель. Трудно решить, есть ли эта нить одно более крупное волокно или это действительно пучок волокон; за последнее говорит то обстоятельство, что в некоторых случаях (рис. 6) нить в промежутке между каплями принимает винтообразную форму, как будто одно волокно в пучке оказалось короче других; впрочем, возможно, что здесь форма винта обусловливается различной длиной сохранившейся фибрилли и внутреннего чехла.

Если скелетные фибрилли при распадении киноплазмы остаются целы, то иногда и распадение киноплазмы оказывается неполным: две соседние капли остаются связанными мостиком. В этом пункте наблюдается обыкновенно перегиб всего стебелька (рис. 7).

Во всяком случае, если при распадении киноплазмы на капли фибрилли и останутся вполне неповрежденными, все-таки сократимость мионемы с распадением киноплазмы немедленно исчезает; отсюда вывод, что фибрилли являются только скелетными, а не сократимыми образованиями.

Интересно участие скелетных нитей в прикреплении проксимального конца мионемы (рис. 8). Как уже указывалось ранее, проксимальный конец ствола Z. alternans не сократим. Мионема заканчивается значительно выше, причем чехол мионемы прикрепляется к внутренней поверхности наружного чехла стебелька. Киноплазма заканчивается выше этого пункта, но скелетные волокна выходят из киноплазмы и соединяются в конический пучок, который своей верхушкой прикрепляется к пункту соединения между наружным и внутренним чехлом. Этот пучок скелетных нитей, лежащий вне киноплазмы, как показывает наблюдение, не сократим, чем опять-таки подтверждается, что описываемые волокна действительно скелетные и самостоятельной сократимостью не обладают.

## Глава 2

## УСЛОВИЯ РАВНОВЕСИЯ СТЕБЕЛЬКА СУВОЙКИ

Итак, мы видим, что все три твердых скелетных элемента в стебельке сувойки—оба чехла и пучок волокон—в естественном состоянии имеют выпрямленную форму.

Если бы удалось растворить жидкие киноплазму и текоплазму, не изменяя физических свойств скелета, то наружный чехол



оказался бы правильной цилиндрической трубкой, по оси которой проходила бы такая же трубка, только более узкая и более длинная (считая от места прикрепления на проксимальном конце),—чехол мионемы, а в канале последнего находился бы пучок прямых волокон, которые с своей стороны, повидимому, длиннее внутреннего чехла. Так как дистальные концы обоих чехлов и пучка волокон находятся на одном уровне (основание головки), то в результате внутренний чехол оказался бы спирально изогнутым, и еще более изогнуты были бы волокна внутри него. Словом, если бы не было киноплазмы и текоплазмы, то скелетные элементы стебелька оказались бы закрепленными в положении, близком к выпрямленному состоянию живого стебелька.

Однако, в живом стебельке, даже при полном выпрямлении его, скелетные элементы находятся, конечно, не в естественном, а в вынужденном состоянии. Ведь внутренний чехол заполнен жидкостью, которая вследствие поверхностного натяжения и осмотического давления стремится уменьшить свою поверхность и принять шарообразную форму; внутренний чехол противодействует этому, но сам растягивается и укорачивается. Сила поверхностного натяжения жидкого содержимого мионемы $S$ и сила осмотического давления $P$, стремящиеся приблизить всю мионему к форме шара, уравновешиваются эластическими силами внутреннего чехла ($E_i$) и скелетных фибриллей ($E_f$), которые стремятся вернуться к вытянутому естественному состоянию.

Если мы возьмем такой случай, когда наружный чехол живого стебелька совершенно выпрямлен и внутри него проходит тонкая, выпрямленная мионема, то это значит, что наружный чехол находится в естественном состоянии, а условия равновесия мионемы определяются следующей формулой:

$$S + P = E_i + E_f.$$

Предположим, однако, что вследствие тех или иных причин поверхностное натяжение ($S$) или осмотическое давление ($P$) текоплазмы и киноплазмы увеличилось. В результате мионема несколько более приблизится к форме шара, т. е. станет короче и шире, «сократится»; чехол мионемы при этом растянется, и его эластическое сопротивление возрастет, равно как и сопротивление скелетных фибриллей. Если при сокращении мионема станет короче наружного чехла, то и последний будет выведен из естественного состояния, сложится при этом в волнообразные складки или скрутится спиралью с более или менее крутыми оборотами в зависимости от степени сокращения мионемы.

Если через тонкую каучуковую трубку пропустить натянутый резиновый шнурок, то как трубка, так и резиновый

шнурок внутри нее закрутятся спиралью, но в обратных направлениях, и мы получим модель закрученного стебелька сувойки, причем каучуковая трубка будет играть роль наружного чехла, а шнурок—роль мионемы; натяжению шнура будет соответствовать поверхностное натяжение и осмотическое давление киноплазмы и текоплазмы:

$$S' + P' = E_i' + E_f' + E_e',$$

где $E_e'$ —эластическое сопротивление наружного чехла.

Мы можем допустить, что поверхностное натяжение киноплазмы и текоплазмы ($S$), равно как осмотическое давление ($P$), имея неопределенно большое число значений, могут изменяться непрерывно. В таком случае стебелек сувойки должен обладать непрерывным же рядом стадий равновесия, так как для каждого изменения поверхностного натяжения и осмотического давления $S' + P'$, соотв. $S'' + P''$, автоматически подбирается соответствующая величина эластического сопротивления скелетных образований $E'_i + E'_f + E'_e$, соотв. $E''_i + E''_f + E''_e$ и т. д. С другой стороны, возможно, что некоторые из значений $P$ и особенно $S$ имеют предельный или особенно стойкий характер, и тогда число возможных стадий равновесия соответственным образом сокращается. При наибольшей из возможных при жизни сувойки величин $S + P$ мы наблюдаем максимальное сокращение стебелька, при наименьшей—его полное выпрямление.

До сих пор, рассматривая условия равновесия стебелька сувойки, мы говорили о поверхностном натяжении и осмотическом давлении всего жидкого содержимого мионемы, не различая киноплазмы от текоплазмы. Процесс, однако, по существу останется тем же, если $S$ и $P$ будут изменяться лишь для киноплазмы, что, по всей вероятности, и имеет место в действительности. Последнее подтверждается тем, что когда киноплазма при означенных выше условиях распадается на капли, текоплазма остается нераспавшейся и стекает в освободившиеся промежутки между каплями; причина, вызывающая распадение киноплазмы на капли, лежит, очевидно, в том, что поверхностное натяжение на границе между киноплазмой и текоплазмой, а может быть и осмотическое давление в киноплазме, увеличивается выше тех пределов, при которых эластические свойства внутреннего чехла и скелетных волокон могут удержать столб жидкости.

* * *

Итак, изучая условия равновесия стебелька сувойки, мы приходим к тому заключению, что благодаря структурным особенностям стебелька, благодаря его скелету изменения осмотического давления или поверхностного натяжения киноплазмы и текоплазмы (или одной киноплазмы) должно вызвать сокращение, соотв. выпрямление, стебелька со всеми сложными особенностями этого движения. Вопрос о том, изменяется ли действительно при сокращении осмотическое давление или поверхностное натяжение и какими причинами вызывается это изменение, остается открытым. Мы переходим к рассмотрению этого вопроса в следующей части.



ЧАСТЬ II

# ДИНАМИКА СТЕБЕЛЬКА СУВОЙКИ

## Глава I

## РОЛЬ ОСМОТИЧЕСКОГО ДАВЛЕНИЯ

Как будет показано в следующей главе, перемена в химическом составе морской воды, иногда в количественном отношении ничтожная, может вызвать резкое изменение поверхностного натяжения киноплазмы. Вследствие этого для экспериментов с действием осмотического давления нельзя заменять морскую воду изотоническими растворами ни электролитов, ни анэлектролитов. Чтобы получить действие осмотического давления в его чистой форме, следует употреблять разбавленные или концентрированные растворы морской воды, не изменяя ее химического состава. При разбавлении морской воды дестиллированной водой химического изменения, повидимому, не получается, но при выпаривании морской воды для получения гипертонического раствора вода приобретает кислую реакцию, которая, конечно, оказывает большое влияние на поверхностное натяжение. Реакцию можно усреднить, осторожно прибавляя $NaOH$, но все-таки чистота опыта понижается, а потому сильно (напр. вдвое) концентрированная путем кипячения морская вода мало пригодна для опыта. Во всяком случае и разбавленную и концентрированную морскую воду следует тщательно взбалтывать с воздухом для получения возможно более полной аэрации.

Опыты с действием осмотического давления ставились двояким способом. Во-первых, для изучения последствий быстрой перемены осмотического давления приготовлялись чашечки с 10—15 см³ хорошо аэризированной морской воды, разбавленной (соотв. концентрированной), и в них помещались неповрежденные колонии Z. alternans или куски мшанки, покрытые колониями сувоек; осмотр производился спустя несколько часов, соотв. сутки.

Во-вторых, для детального изучения последствий внезапной и постепенной смены осмотического давления под покровное стекло к наблюдаемым в микроскопе сувойкам впускались каплями те или иные растворы. Я опишу для иллюстрации несколько таких экспериментов.

Опыт 1.

1. VII. 10 В. 11 ч. у. куски мшанок с Z. alternans положены в 9 чашечек с нормальной морской водой (1), с разведенной морской водой (0,8; 0,6; 0,4; 0, 2; 0,1; 0,05) и с концентрированной морской водой (1,5, 1,2; т. е. морская вода, смешанная пополам с вдвое концентрированной морской водой, и морская вода 8 см³+вдвое концентр. морск. в 2 см³). Через сутки (2.VII.10 в 9½ часов утра) исследованы, причем оказалось, что в морской воде 1, 0,8 и 0,6 все колонии живы, нормальны, стебелек спокоен, сокращается при раздражении; головки невредимы, открыты, реснички работают. В морской воде 0,4 большинство колоний (около ²/₃) мертвы с потемневшими головками и распавшейся киноплазмой; остальные живы, нормальны, сократимы. Переходов между теми и другими нет, часто рядом живая и мертвая колония; стало быть, различие результата не зависит от места и других внешних условий. В морской воде 0,2 почти все мертвы; головки отвалились, в стебле киноплазма распалась на капли; одна большая и 2—3 молодых колонии остались живы, половина стебелька сохранила сократимость, другая распалась на капли. В морской воде 0,1 все колонии мертвы, киноплазма распалась на капли. В морской воде 0,05 все мертвы, но 5 головок на одной колонии оказались живы, расправлены, с работающими ресничками, однако киноплазма в их стебельках распалась на капли.

В морской воде 1,2 и 1,5—все мертвы, киноплазма распалась на капли. Для проверки этих двух последних опытов с концентрированной морской водой, реакция которой при лакмусовой пробе оказалась кислой, опыты повторены на другой день, причем параллельно изучалось действие морской воды, которая кипячением была вдвое концентрирована, а затем наполовину разбавлена дестиллированной водой до нормальной концентрации 1. Оказалось, что и в этой искусственной морской воде 1, как в 1,5 и 1,2, сувойки не выживают и стебелек распадается.

На основании описанного опыта приходится заключить, что значительное разбавление морской воды (почти наполовину) даже при внезапном действии не влияет на сократимость стебелька сувойки; вопрос же о действии повышенного давления остается открытым.

Опыт 2

19. VI. 10. Наблюдается молодая колония Z. alternans с двумя головками в морской воде под покровным стеклом. а) Пропущено несколько капель разбавленной морской воды 0,6—ряд беспокойных сокращений; через 5 минут стебелек выпрямляется и держится спокойно, отвечая лишь на толчок сокращением. б) Пропущена 0,3 морская вода—без перемены. в) Морская вода 0,15—головки начинают разбухать, но реснички целы, временами мерцают; стебелек без перемены. г) Морская вода 0,075—головки еще более раздуваются, приближаясь к шарообразной форме. В стебельке мионема и, в частности, столбик киноплазмы разбухает; в одном месте появляется в киноплазме вакуоля, сначала шарообразная, при дальнейшем росте вытягивающаяся; сзади первой возникает вторая вакуоля. На раздражения стебелек отвечает нормальным сокращением (рис. 9, *b*).



д) Морская вода 0,05—сзади и спереди от описанных вакуолей появляются новые вакуоли, все вакуоли раздуваются при разбухании мионемы; сократимость нормальна (рис. 9 *c*). е) Морская вода 0,04, затем: ж) морская вода 0,025—мионема раздувается, вакуоли в киноплазме растут, сократимость стебелька нормальная (рис. 9 *d*). Появляются вакуоли в текоплазме. з) Дестиллированная вода—после ряда энергичных сокращений стебелька ва-

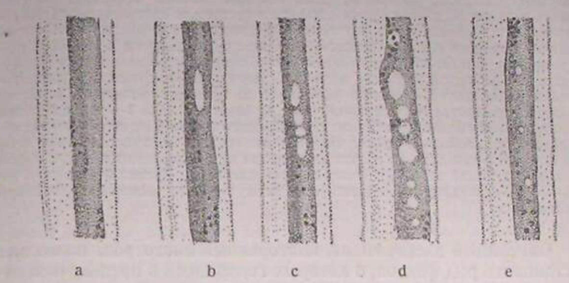



Рис. 9. Вакуолизация киноплазмы в живом сохранившем свою сократимость стебельке Z. alternans под влиянием гипотонического раствора.

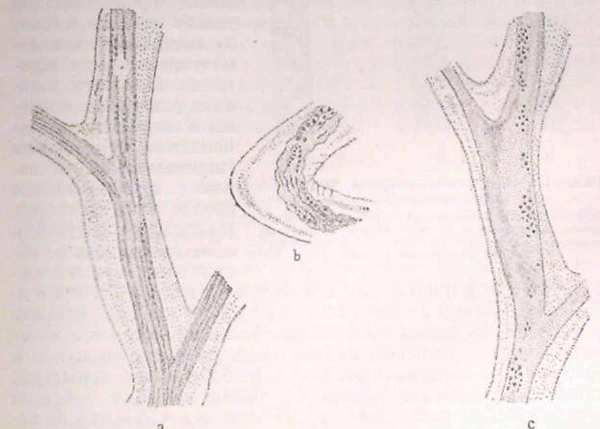



Рис 10. Складки внутреннего чехла, возникающие в гипертоническом растворе (a, b) и исчезающие при переносе в гипотонический раствор (c).

куоли в киноплазме почти исчезают. Сократимость стебелька остается нормальной (рис. 9 e). и) Пропущена снова морская вода 1—головки чрезвычайно сжались, раскрыты, реснички выставлены. Стебелек, скручиваясь в спираль, долгое время остается в состоянии максимального сокращения. Наружный чехол без перемены (очевидно, свободно пропускает соли!). Мионема сильно сжалась, ее чехол сморщивается в складки (непроницаем для солей!). Мало-помалу стебелек раскручивается. к) Пропущена разбавленная морская вода 0,2, затем дестиллированная вода: головки раздуваются, мионема разбухает до прежних размеров, стебелек слабо сокращается при раздражении. л) Морская вода 1—снова сильное сморщивание головок; стебелек скручивается в спираль, его мионема сужена, через несколько минут киноплазматический столбик на одном конце начинает распадаться на капли, причем при обрывании каждой капли соответствующая часть стебелька выпрямляется. м) Дестиллированная вода—вся киноплазма распадается на капли; стебелек выпрямлен, головки отвалились.

Описанный эксперимент, повторенный много раз, позволяет установить ряд фактов, о которых говорилось в предыдущем отделе, а именно: 1) киноплазма находится в жидком аггрегатном состоянии; 2) наружный чехол пропускает не только воду, но и соли; 3) внутренний чехол—полупроницаемая перепонка. При этих условиях разбухание мионемы и вакуолизация киноплазмы от действия гипотонических растворов представляются вполне естественными. Но следует подчеркнуть одно весьма важное обстоятельство: *вакуолизация киноплазмы не оказывает влияния на сократимость стебелька*, не изменяя ни энергии, ни формы сокращения. Так как этот факт имеет весьма важное теоретическое значение, то я считаю нужным привести еще несколько рисунков, изображающих стебельки, киноплазма которых сильно вакуолизирована от действия гипотонических растворов морской воды и которые тем не менее не утратили способности сокращаться вполне нормально (рис. 10 и 11).

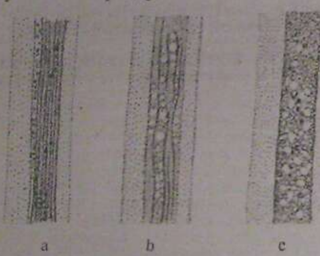



Рис. 11. Оптические разрезы стебелька в гипотоническом растворе.

При верхнем положении (a) хорошо видны скелетные фибрилли; в среднем разрезе (c) их не видно, но ясно выступают вакуоли; b—промежуточный оптический разрез.

Ввиду того, что влияние гипертонических растворов не было разъяснено приведенными выше экспериментами, я привожу описание еще двух опытов.



Опыт 3

20. VI. 10. В открытой чашке с морской водой оставлены две колонии Z. alternans. На другой день вода оказалась испарившейся наполовину, но обе колонии живы, с цельными стволами, хотя большинство головок отвалилось. Мионемы сжаты, внутренний чехол сложен в продольные складки, которые нельзя смешать со скелетными фибриллями (рис. 10*a*). Тем не менее сократимость остается нормальной, и при сокращении умеренной силы складки не вполне пропадают, но собираются волнообразно (рис. 10*b*).

а) Пропущена разбавленная морская вода 0,6, потом 0,4—сильное разбухание; складки расправляются и исчезают (рис. 10*c*). Несмотря на резкую деформацию сократимость при раздражении нормальная. б) Морская вода 1—мионемы сильно утоньшились, приняли тот же вид, как до *a*; ясные продольные складки. в) Морская вода 0,4—ряд энергичных сокращений; мионема разбухла, как в *a*. г) Морская вода 0,25—еще большее разбухание мионемы. д) Морская вода 0,2—некоторые головки разрушаются, кое-где мионемы распадаются на капли. В сохранившихся мионемах внутри киноплазмы ясная вакуолизация (рис. 11 *b* и *c*), а в поверхностных слоях продолжают быть видны скелетные фибрилли (рис. 11 *a* и *b*). е). Морская вода 0,05—мионемы, у которых ранее была обнаружена описанная выше вакуолизация киноплазмы, энергично сокращаются, остаются 2—3 минуты в таком состоянии и затем медленно выпрямляются с распадением киноплазмы на капли.

Описанный эксперимент устанавливает, что в гипотоническом растворе вода извлекается из мионемы (киноплазмы), причем внутренний чехол собирается в продольные складки. Для нас важно установить, что *образование складок на наружной поверхности текоплазмы и обезвоживание киноплазмы и текоплазмы не оказывают ясного влияния на сократимость стебелька*.

Опыт 4

22. VI. 10. Z. alternans помещены под покровное стекло в морской воде 1. а) Пропущена концентрированная морская вода 2 (реакция кислая)—стебелек не утрачивает сократимости, но сокращения несколько слабее и медленнее. Мионемы стали тоньше, их чехол собрался в кольцевые складки. б) Пропущена морская вода 1—резкие повторные сокращения. Мионемы несколько разбухли, но поперечные складки еще заметны. в) Концентрированная морская вода 2—снова резко обозначаются поперечные складки мионемы. Сократимость почти нормальная. г) Морская вода 0,5, стебелек сразу скручивается и остается несколько минут в скрученном состоянии, потом выпрямляется при разрыве киноплазмы на капли.

Таким образом, при вытягивании из мионемы воды в гипертонических растворах оболочка ее может складываться не только в продольные, но и в кольцевые складки. Замеченное ослабление сократимости в морской воде 2 объясняется, по крайней мере отчасти, кислой реакцией.

* * *

Подведем итоги описанным выше опытам. Мы видели, что сувойки легко приспособляются даже к внезапному уменьшению

осмотического давления, а при постепенном действии могут приспособиться как к пресной воде, так и к морской воде, концентрированной вдвое. Этот результат не представляет ничего удивительного, так как мы встречаем одни и те же виды как в морской, так и в пресной воде. С другой стороны, в морской воде Z. alternans живут в мелких бассейнах близ поверхности, где вода может опресняться при сильных дождях.

Весьма важно, что изменение осмотического давления не оказывает почти никакого действия на сократимость стебелька. Ни образование складок чехла мионемы в гипертонических растворах, ни вакуолизация киноплазмы в разведенной морской воде не нарушают нормального хода сокращения. В особенности важно то обстоятельство, что вакуоли в киноплазме могут заполнить почти всю ее толщу, но пока цел тонкий поверхностный слой киноплазмы, мионема сокращается попрежнему. Ясно, что ни изменения осмотического давления, ни разбухание протоплазмы не играют существенной роли в сокращении киноплазмы. Вследствие этого те теории сократимости, в основу которых кладется явление разбухания, не применимы к стебельку сувойки.

Если бы причиной сокращения мионемы было разбухание энгельмановских инотагм, то вакуоли, появляющиеся как в киноплазме, так и в текоплазме при действии гипотонических растворов, уменьшая число инотагм на данном протяжении мионемы, должны были бы вызвать беспорядочное нарушение сокращения стебелька.

С другой стороны, в гипертонических растворах чехол мионемы собирается в складки, причем поверхность текоплазмы значительно увеличивается, но на сокращение стебелька это не оказывает никакого действия. Значит, поверхностное натяжение текоплазмы в процессе сокращения стебелька сувойки играет ничтожную роль. Сократимость стебелька нормальна до тех пор, пока цел поверхностный слой киноплазмы, и пропадает с разрушением цельности последнего при распадании киноплазмы на капли. Отсюда вывод: причиной сокращения стебелька сувойки является изменение поверхностного натяжения на границе между киноплазмой и текоплазмой.

## Глава 2

## РОЛЬ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА МОРСКОЙ ВОДЫ

### 1. Вводные замечания

Если сокращение стебелька сувойки зависит от изменения поверхностного натяжения киноплазмы, то спрашивается: какими причинами может обусловливаться изменение поверхностного натяжения? Мы знаем, что поверхностное натяжение на границе между двумя жидкостями или между жидкостью и твердым телом изменяется в зависимости от температуры, от давления, от электрических явлений и от адсорбции различных химических веществ.



При условиях моей работы наиболее доступным мне представлялось проследить зависимость поверхностного натяжения киноплазмы от адсорбции.

В нашем случае мы имеем дело с двумя соприкасающимися жидкостями, киноплазмой и текоплазмой, причем поверхностное натяжение на их границе обнаруживает чрезвычайную изменчивость, моментально повышаясь до максимума при сокращении и довольно медленно опускаясь до минимума при выпрямлении стебелька. Представим себе такую модель: в жидкости *A* (соотв. текоплазме) плавает капля жидкости *B*, имеющей тот же удельный вес, но отличающейся сильной изменчивостью поверхностного натяжения (соотв. киноплазме). Представим себе далее, что эта капля *B* висит на пучке эластических нитей, которые вытянуты при минимальном поверхностном натяжении *B* и складываются по шарообразной поверхности, когда поверхностное натяжение *B* увеличивается. Таким образом, капля *B* будет принимать форму шара или более или менее вытянутого веретена—цилиндра в зависимости от интенсивности поверхностного натяжения.

Представим себе далее, что мы растворяем в жидкости различные химические вещества. Здесь возможны прежде всего три различных случая.

1. Растворимое вещество не оказывает никакого влияния на поверхностное натяжение (гомойотонное вещество по терминологии Микаелиса[1]). Растворение этого вещества в *A* не вызывает никаких изменений в *B*.

2. Растворенное вещество понижает поверхностное натяжение между *A* и *B* (батотонное вещество Микаелиса). В таком случае при растворении этого вещества в *A* капля *B* вытягивается, вообще говоря, тем более, чем выше концентрация раствора. Но даже чрезвычайно слабые растворы могут значительно уменьшить поверхностное натяжение благодаря тому, что вещество, обладающее свойством уменьшать поверхностное натяжение, притягивается к поверхности, адсорбируется. Если, напр., мы растворим в *A* небольшое количество той или иной из анилиновых красок (которые во многих случаях обладают свойством сильно понижать поверхностное натяжение), то капля

[1] L. Michaelis, Dynamik der Oberflächen. Eine Einführung in biologische Oberflächen-Studien, Dresden, 1909.

*В* не только вытянется, но и окрасится с поверхности, в то время как раствор *А* обесцветится.

3. Если вещество, которое мы растворяем в *А*, повышает поверхностное натяжение (гипсотонное вещество), то капля *В* укорачивается, приближаясь к форме шара. Однако в этом случае действие даже сильно концентрированных растворов по большей части незначительно. Дело в том, что гипсотонное вещество не только не притягивается поверхностью, но концентрация раствора в поверхностном слое даже ниже, чем в окружающей среде. Вещества, повышающие поверхностное натяжение, отрицательно адсорбируются.

Если в жидкости *А* растворено несколько веществ, то при прочих равных условиях наиболее адсорбируются те из них, которые наиболее понижают поверхностное натяжение.

Предположим, что в жидкости *А* растворено вещество, которое сильно понижает поверхностное натяжение, и капля *В* вытянута. Чтобы вызвать сокращение этой капли в шар, недостаточно растворить в *А* какое-либо гипсотонное вещество: ведь оно адсорбируется отрицательно! Мы скорее достигнем цели, если сумеем извлечь с поверхности *В* батотонное вещество, напр., переведя его в нерастворимое химическое соединение или такое соединение, которое отрицательно адсорбируется. Если бы в нашем распоряжении оказалась одна из подобных реакций, то наша модель сократимой киноплазмы была бы особенно совершенной. Мы растворяем в *А* адсорбируемое батотонное вещество—*В* выпрямляется; переведем наше вещество в нерастворимое состояние—*В* сокращается; снова растворяем некоторую порцию адсорбируемого вещества—*В* опять вытягивается и т. д. Если растворяемое вещество медленно доходит до поверхности *В* и быстро переводится в недеятельное состояние, то модель окажется особенно совершенной.

Отношения, существующие в стебельке сувойки, в одном пункте значительно сложнее нашей модели: мы не имеем возможности ввести в текоплазму (соотв. жидкости *А* нашей модели) любое химическое вещество, так как оболочка текоплазмы, пропуская воду, одни из растворимых в воде веществ задерживает совершенно, а другие пропускает в большем или меньшем количестве и с большей или меньшей скоростью. От каких причин зависит эта избирательная способность текоплазмы (как и всякой протоплазмы), мы не знаем, и я не буду здесь входить в детальное обсуждение вопроса, насколько общей является теория Овертона, согласно которой внутрь протоплазмы проникают лишь растворимые в липоидах вещества, и не играет ли здесь существенной роли адсорбция поверхностью протоплазмы тех или иных веществ из окружающей жидкости. Мне представляется, однако, очевидным, что поверхность



протоплазмы не может относиться одинаково к гомойотонным, батотонным и гипсотонным веществам, хотя бы эти вещества и были подобраны таким образом, чтобы растворимость их в поверхностном слое протоплазмы была совершенно одинаковой. Кроме того, в одном отношении теория Овертона должна быть, как мне кажется, признанной противоречащей фактам: благодаря исследованиям, с одной стороны, Жака Лёба и его школы над зависимостью сократимости от действия ионов Na, K, Ca, Mg и т. д., а с другой стороны, благодаря работам К. Гербста, доказавшего, что развивающееся яйцо морского ежа так же «питается» неорганическими солями, как и растительный организм, мы можем считать доказанным, что и неорганические соли (в форме ли индиферентных молекул или ионов) в известных случаях имеют доступ внутрь протоплазмы. Я думаю, что и опыты над сократимостью стебелька сувойки в зависимости от химического состава морской воды, которые я привожу ниже, подтверждают этот факт.

Морская вода есть раствор различных неорганических солей. К. Гербст употреблял с полным успехом взамен морской воды при своих исследованиях над развитием морского ежа такой искусственный раствор: 3% $NaCl$, 0,8% $KCl$, 0,66% $MgSO_4$, 0,13% $CaCl_2 + NaHCO_3$ до усреднения реакции; и мы можем, по крайней мере предварительно, при исследованиях над физиологическим действием морской воды считаться именно с этими солями, соотв. ионами.

Было бы весьма важно, прежде чем приступать к физиологическим экспериментам, выяснить физические свойства этих солей. Однако, поскольку мне известно, мы имеем лишь самые поверхностные и отчасти противоречивые сведения относительно адсорбции перечисленных выше солей. По Фрейндлиху[1], который является, конечно, большим авторитетом в этой области, «данные относительно адсорбции солей еще полны противоречий и с трудом поддаются истолкованию». Измеряют обыкновенно адсорбцию водных растворов неорганических солей взвешенной в них угольной пылью, мелом, каолином, распыленными металлическими окислами, металлами, фильтровальной бумагой и т. д. Условия этих опытов таковы, что нельзя вполне полагаться на точность получаемых цифр. Поэтому не представляется удивительным, что, напр., относительно хлористого натрия разные исследователи приходят к разным заключениям. По Моравицу NaCl не адсорбируется и является, таким образом, гомойотонным веществом. По Лагергрину NaCl адсорбируется отрицательно, т. е. оказывается гипсотонным веществом. По фон Беммельну и Эвансу NaCl адсорбируется положительно,

[1] H. Freundlich, Kapillarchemie. Eine Darstellung der Chemie der Kolloide und verwandter Gebiete, Leipzig, 1909.

стало быть, представляет батотонное вещество. По исследованиям Эванса положительная адсорбция сильно диссоциированных соляных растворов может при большей концентрации перейти в отрицательную, чем и объясняется, быть может, противоречивость результатов Лагергрина, работавшего с крепкими, приблизительно нормальными растворами.

Если относительно адсорбции определенной соли физические данные несколько противоречивы, то еще менее мы знаем относительно сравнительной адсорбции различных солей, поэтому при физиологических экспериментах мы еще не можем руководствоваться физическими данными. Не исключена возможность, что наиболее точные сведения по этому вопросу мы получим впоследствии именно из физиологических экспериментов: ведь основные факты, на которых построена вся физическая химия, были получены физиологическими исследованиями над осмотическим давлением.

Я далек от мысли, что точные данные относительно адсорбции неорганических солей могут быть получены в результате моих сообщаемых ниже опытов. Конечно, не более как гипотеза развитое выше представление о том, что выпрямление стебелька сувойки обусловливается адсорбцией на поверхности киноплазмы батотонных веществ, а сокращение стебелька является результатом химической реакции, вследствие которой это вещество устраняется. Но это представление было моей рабочей гипотезой, которая позволяла мне ставить вопросы и сопоставлять факты, получаемые в результате опытов.

Фактические результаты моих опытов можно расположить в две группы. Во-первых, оказывается, что при замене морской воды изотоничными растворами одной или двух неорганических солей в более или менее скором времени наступает распадение киноплазмы на капли, причем время, протекающее до распадения киноплазмы, есть величина, постоянная для каждой соли. Сопоставление получаемых цифр дает нам возможность сравнивать действие разных солей и ионов. Во-вторых, присутствием или отсутствием в окружающем растворе тех или иных веществ, соотв. ионов, определяется характер сократимости стебелька, прежде всего число сокращений в минуту, что позволит установить более тесную связь между сократимостью и известными солями—ионами. Соответственно этому и дальнейшее изложение настоящей главы распадается на два параграфа.

### 2. Распадение киноплазмы на капли

С морфологической точки зрения этот процесс был описан подробно в первой главе. При действии различных ненормальных условий сувойка умирает, причем стебелек предварительно



скручивается в присмертной контракции. При известных условиях, напр., при действии различных фиксирующих веществ, стебелек так и остается в скрученном состоянии; при других условиях он через некоторое время постепенно толчками выпрямляется: начиная с того или иного конца или с середины, одна за другой обрываются капли киноплазмы, и в момент обособления каждой соответствующий участок стебелька резким движением выпрямляется, навсегда теряя свою сократимость. Каждая капля занимает место одной половины оборота спирали, т. е. помещается в стволе—между двумя ближайшими боковыми ветвями, на боковых ветвях—между каждыми двумя головками: перерывы между каплями соответствуют местам отхождения боковых ветвей, соотв. головок.

В зависимости от условий процесс распадения киноплазмы может вариировать. Та или другая половина процесса—присмертная контракция или распадение на капли—может более или менее сильно замедляться. Случается, что оба процесса почти совпадают, причем по умирающему стволу проходит одно контракционное колено: оно образуется в том или ином пункте ствола, соотв. боковой ветви, затем выпрямляется, причем от киноплазмы отрывается одна капля; вскоре рядом возникает новое колено, обрывается новая капля и т. д.

* * *

Вряд ли можно сомневаться в том, что причина присмертной контракции и распадения киноплазмы на капли та же, что и причина сократимости—изменение поверхностного натяжения между киноплазмой и текоплазмой. Поверхностное натяжение киноплазмы в присмертной контракции, повидимому, таково же, как при максимальном прижизненном сокращении; но присмертная контракция—реакция необратимая, стало быть, вызывается какими-то совершенно особыми химическими или физическими процессами. Дальнейшее повышение поверхностного натяжения киноплазмы ведет к распадению столбика жидкости на капли, что также является необратимой реакцией. Можно было бы думать, что это увеличение поверхностного натяжения—лишь продолжение того процесса, который обусловливает возникновение контракционной волны. Но так как при определенных условиях стебелек фиксируется в скрученном состоянии, то правильнее думать, что в основе распадения на капли лежит новый химический или физический процесс, который может быть предупрежден. Описанные ниже опыты имеют целью определить, каким образом изменяется период до контракционной волны в зависимости от химического состава окружающей среды и при каких химических условиях может быть предотвращено распадение киноплазмы на капли.

а. Первая серия опытов

Действие изосмотичного с морской водой раствора NaCl

Широко распространено мнение, что хлористый натрий является индиферентным веществом, которое наиболее пригодно для физиологического раствора, т. е. для такого раствора, который поддерживал бы осмотическое давление на определенной высоте, не оказывая никакого химического влияния. Предполагается, что NaCl не может проходить через полупроницаемую оболочку протоплазмы.

Однако общепризнанное еще в самое недавнее время учение об индиферентности изосмотических растворов NaCl для протоплазмы, нашедшее себе практическое применение в том, что физиологический раствор NaCl в больших количествах вводится врачами в кровь больного человека, в настоящее время подвергается большим сомнениям. Ж. Лёб и его школа утверждают, что в известных случаях NaCl оказывается веществом, убивающим живую клетку. Чтобы раствор NaCl был действительно «физиологическим» раствором, недостаточно сделать его изосмотичным с жидкостью, окружающей живые клетки при нормальных условиях: необходимо прибавить те или иные химические вещества, как Ca, Mg и т. д. (раствор Рингера).

С целью проверить это противоречие я помещал Zoothamnium в изосмотический с морской водой раствор NaCl. Я брал химически чистый хлористый натрий от дармштадтской фирмы Мерка и приготовлял нормальный раствор. Как известно, нормальным называется такой раствор, в котором на 1 литр воды приходится столько граммов растворенного вещества, сколько водородных единиц содержится в молекуле данного вещества. В молекуле NaCl—56,5 водородных единиц, стало быть, нормальный его раствор—5,65%. Обыкновенно принимается, что с морской водой изотоничны разведенные на $^1/_2$ или на $^3/_5$ нормальные растворы тех электролитов, молекула которых, как в случае NaCl, в растворе распадается на 2 иона. Я счел излишним определять точно осмотическое давление виллафранкской морской воды, так как приведенные в предыдущей главе опыты убедили меня, что даже значительные отклонения от изотоничности не оказывают заметного влияния на сувоек. Ввиду того, что относительно безвредности гипотонических растворов я имел особенно точные данные, я остановился из двух предлагаемых цифр на меньшей и брал обыкновенно разбавленный наполовину нормальный раствор хлористого натрия (0,5 по NaCl). В тех случаях, когда я брал несколько более крепкий раствор, 0,6 по NaCl, я не замечал никакого различия.



Опыты 5 и 6

28. VII. 10. Мой первый опыт был поставлен в такой форме. Несколько стволов Z. alternans положены в часовое стекло с 0,5 по NaCl. Через полчаса оказалось, что все чашечки оторвались от ветвей, в боковых ветвях киноплазма распалась на капли, главный ствол спирально закручен.

При проверке этого опыта (в тот же день) один здоровый большой ствол Z. alternans был положен в большой капле морской воды на предметное стекло и непрерывно наблюдался под микроскопом. Сувойка была в несколько возбужденном состоянии и реагировала на самые слабые толчки, сокращаясь периодически несколько раз в минуту. В течение 15 мин. никаких изменений. В 12 час. 45 мин. перенесено после промывки в 0,6 по NaCl в большую каплю этого раствора. В течение 3 первых минут усиленная сократимость. Затем полная остановка движений; головки одна за другой отваливаются от ветвей. Мало-помалу стебелек скручивается в присмертной контракции, затем выпрямляется с распадением киноплазмы на капли. В 12 час. 55 мин. вся киноплазма распалась (этот момент я буду обозначать для краткости значком +).

Я много раз повторял эти опыты, варьируя форму их постановки с одним и тем же качественным результатом: перенесенные в изосмотичный с морской водой раствор NaCl сувойки умирали; предварительно некоторые головки, сильно вакуолизированные, раздувались и отваливались, стебелек терял раздражимость, сокращался в присмертной контракции и выпрямлялся с распадением киноплазмы на капли. Контрольные экземпляры, положенные в тех же условиях в морскую воду (в часовом стекле, на предметном стекле в открытой капле, соотв. под покровным стеклом), оставались за это время без изменений. Чтобы придать своим опытам количественный характер, я постепенно выработал такую форму. Несколько стволов Z. alternans переносились (после промывки) в одну большую каплю 0,5—0,6 по NaCl и покрывались покровным стеклом. При этих условиях в морской воде сувойки остаются живы и вполне нормальны несколько суток,—конечно, если будут предохранены от испарения в водяной бане.

Опыт 7

5. VII. 10. 10 ч. 50 мин. утра. Пять экземпляров Z. alt. (*A*, *B*, *C*. *D*. *E*) положены в 0,5 по NaCl. После ряда энергичных сокращений успокаиваются, но реагируют сокращением на толчки. 10 ч. 58 мин. У всех экземпляров отвалилось по одной или по нескольку головок. 11 ч. 2 мин. *A* почти облысела. Остались только гигантские головки. Присмертная контракция ствола и распадение киноплазмы на капли. 11 ч. 5 мин. *B*+, *C*, *D* и *E* еще живы, выпрямлены, слабо реагируют на раздражения. 11 ч. 10 мин. В верхних половинах стволов *D* и *E* киноплазма распалась на капли, нижние половины, отделенные контракционным коленом, еще вытянуты, но уже не реагируют на толчки. *C* еще сохранила в слабой степени раздражимость. 11 ч. 15 мин. Стволы *C*—*E* в полной присмертной контракции; ствол *D* еще вытянут в нижней половине. 11 ч. 20 мин. *C*+. 11 ч. 25 мин. *E*+. 11 ч. 35 мин. *D* в присмертной контракции и +.

В описанном опыте начало реакции—отпадение предварительно раздувшихся головок—обнаружилось одновременно на всех пяти экземплярах, через 8 мин. после перенесения в NaCl; но срок распадения киноплазмы растянулся от 12 мин. (*A*) до 45 мин. (*D*), в среднем 27 мин. Возникает вопрос: от чего зависит это разнообразие—от индивидуальных особенностей различных колоний или от того, что они находятся в разных условиях? Те или иные колонии могут попадать под покровное стекло еще недостаточно очистившимися от морской воды. Чтобы избежать этого, следует предварительно промывать в NaCl особенно тщательно. Я приготовлял обыкновенно 4 или 5 часовых стекол с 5—10 см³ раствора в каждом и последовательно переносил пипеткой исследуемые колонии через эти стекла, стараясь каждый раз вбирать в пипетку минимальное количество жидкости и тщательно перемешивая растворы после перенесения в них объектов. Следует, однако, помнить, что эта операция должна быть быстрой, так как действие NaCl начинает сказываться еще до истечения первых десяти минут. Соблюдая эти меры предосторожности, можно достигнуть более однородных результатов в каждом опыте, но при сравнении результатов двух разных опытов обыкновенно оказывается большее или меньшее несогласие, подтверждающее предположение, что разница в реакции зависит не столько от индивидуальных особенностей колоний, сколько от условий, в которых они находятся. Из многочисленных опытов, которые я ставил с особенно тщательной промывкой, приведу в виде таблиц результаты двух, давших разные цифры.

Опыт 8

5. VI. 10 в 2 ч. 30 мин. положено 8 колоний *Z. alternans* в 0,5 по NaCl

| | До отпадения первой головки | До + |
|---|---|---|
| *A* | Между 6 и 9 мин. | ок. 17 мин. |
| *B* | 5 мин. | ок. 16 » |
| *C* | 5 » | 16 » |
| *D* | Между 6 и 9 мин. | 13 » |
| *E* | 5 мин. | ок. 22 » |
| *F* | 5 » | 13 » |
| *G* | Между 6 и 9 мин. | 13 » |
| *H* | Между 6 и 9 мин. | 14 » |
| Среднее | около 6—7 мин. | 15—16 мин. |

Ввиду того, что при большом количестве исследуемых колоний нельзя следить одновременно за всеми и точно определять время отпадения первой головки и распадения киноплазмы, приходится в некоторых случаях давать приблизительно цифры, отличая их «между» или «около».



Опыт 9

7. VII. 10 в 11 ч. 17 мин. утра 4 экз. помещены в 0,5 по NaCl

| | До отпадения первой головки | До + |
|---|---|---|
| *A* | 18 мин. | 23 мин. |
| *B* | 13 » | 34 » |
| *C* | 13 » | 23 » |
| *D* | 18 » | 23 » |
| Среднее | 15,5 мин. | 26 мин. |

Результаты опытов 8 и 9 можно считать предельными границами действия NaCl. Чем полнее и скорее удается отмыть морскую воду, тем быстрее сказывается ядовитое действие NaCl. При идеальных условиях опыта цифры должны быть вероятно не выше тех, которые получены в опыте 8-м: при замене морской воды чистым 0,5 по раствором NaCl головки начинают отваливаться не позднее чем через 6—7 минут, киноплазма распадается на капли через 15—16 минут.

**b. Вторая серия опытов: влияние примеси морской воды к NaCl.**

Факт ядовитого действия хлористого натрия может показаться на первый взгляд парадоксальным, и естественно, что прежде всего ищешь ошибки в условиях опыта. Может быть, причиной смерти сувоек является не замена морских солей химически чистым хлористым натрием, а изменение реакции или количества O и $CO_2$ в растворе? Реакция раствора при испытании лакмусовой бумагой, как реакция морской воды, была нейтральной. Взбалтыванием раствора с воздухом обеспечивалась полная аэрация. Может быть, соль была отравлена случайной примесью?

Для устранения этих и подобных возражений я поставил ряд опытов такого рода: к раствору NaCl, который оказывался ядовитым для сувоек, прибавлялось некоторое количество морской воды, и в эту смесь помещались сувойки. Если бы умирание сувоек в NaCl происходило от одной из указанных выше причин, то прибавление незначительных количеств морской воды не должно было бы ослабить ядовитого действия раствора NaCl.

Опыт 10

1. VII. 10. Несколько колоний Z. mucedo положены в смесь 10 $см^3$ 0,5 по NaCl+10 $см^3$ морской воды (½ морской воды). На другой день все сувойки оказались живы, нормальны: сокращаются, реагируют на раздражения, головки работают ресничками. В проверочном опыте сувойки, помещенные одновременно в 20 $см^3$ 0,5 по NaCl, *оказались на другое* утро мертвыми; все головки отвалились, стволы выпрямились, киноплазма распалась на капли.

Опыт 11

5. VII. 10. 11 ч. 47 мин. Пять экземпляров Z. alternans положены под покровным стеклом в смесь 4 ч. 0,5 по NaCl+1 ч. морской воды (1/5 морской воды). 12 ч. 10 мин. Все нормальны, головки целы; большинство работает ресничками. 12 ч. 20 мин. У всех головки *свернулись, реснички* работают только в глотке. Стебли вытянуты, но энергично сокращаются при раздражении. 12 ч. 35 мин. У *B* и *C* оказалось несколько отвалившихся головок. 12 ч. 40 мин. У *E* отвалилась одна головка. У *A* многие головки снова развернулись и заработали ресничками. 1 ч. 10 мин. *A* потеряла много головок в присмертной контракции. 1 ч. 12 мин. *D*+ 1 ч. 30 мин. *E*+.

*B* еще сокращается при раздражении в средней трети, в двух крайних *киноплазма распалась, C потеряла почти все головки*, но стебель еще цел и реагирует на раздражение. 2 ч. *B*+, у *C* большая часть стебля распалась, но верхушка еще цела. 2 ч. 5 мин. *C*+ 3 ч. 15 мин. *A* еще цела, нормальна, работает ресничками. 4 ч. Одна головка *A* отпала. 4 ч. 20 мин. *A* в присмертной контракции. 4.40 мин. *A*+.

| | До потери 1-й головки | До + |
|---|---|---|
| *A* | 253 мин. | 293 мин. |
| *B* | 48 » | 133 » |
| *C* | 48 » | 138 » |
| *D* | 83 » | 85 » |
| *E* | 53 » | 103 » |
| Среднее | 97 мин. | 150 мин. |

Опыт 12

5. VII. 10. 12 ч. 15 мин. Пять колоний Z. alternans положены (после тщательной промывки) в смесь 10 частей 0,5 по NaCl+0,5 части морской воды (1/21 *морской воды*). Две колонии вышли из-под покровного стекла и потому не принимались во внимание. Распадение киноплазмы в остальных трех колониях последовало почти через 4 *часа*, отчасти под влиянием случайного надавливания на покровное стекло через 3½ часа после начала опыта.

| | До отпадения первой головки | До + |
|---|---|---|
| *A* | 165 мин. | 235 мин. |
| *B* | 185 » | 225 » |
| *C* | — | 225 » |



Опыт 13

5. VII. 10. 4 ч. 45 мин. Четыре колонии Z. alternans положены в 10 $см^3$ 0,5 по NaCl+3 капли 0,1 $см^3$ морской воды (0,01 морской воды). *Опыт пришлось прервать через* 1½ *часа неоконченным*, причем две колонии оставались еще живы с цельным стволом.

| | До отпадения первой головки | До + |
|---|---|---|
| *A* | 15 мин. | >90 мин. |
| *B* | 10 » | 20 » |
| *C* | 15 » | >90 » |
| *D* | 10 » | 65 » |

Результаты описываемой серии опытов не оставляют желать ничего лучшего по своей ясности. Прибавление ничтожных количеств морской воды оказывало вполне определенное влияние на ядовитые действия раствора NaCl: вместо обычных 15—26 минут в чистом NaCl стебли сувоек сохраняются долее 1½ часов, если прибавить только 1% морской воды. Это обстоятельство прежде всего подчеркивает необходимость самого тщательного отмывания морской воды для определения действия чистого раствора NaCl и объясняет нередкую пестроту результатов при недостаточно тщательной отмывке. Во-вторых, ясно, что ядовитое свойство чистых растворов NaCl зависит не от реакции раствора и не от количества $CO_2$ и O, так как 1% морской воды не может существенно повлиять на эти величины. Влияет, очевидно, химический состав морской воды, с которой вносятся в раствор NaCl ионы K, Ca, Mg, $SO_4$, $CO_2$. Отсутствием тех или иных из этих ионов и объясняется, очевидно, губительное действие NaCl.

Для того чтобы разъяснить вопрос, какие именно из этих ионов останавливают ядовитое действие NaCl, я поставил ряд опытов, в которых к изотоническому с морской водой раствору NaCl прибавлялись разные количества изотонических же растворов различных солей и исследовалось действие этих смесей на сувоек. Первую группу составляют опыты, имеющие целью выяснить действие катионов Ca, Mg, K и пр., которые вносились в форме хлористых соединений. Вторую группу—опыты с действием различных анионов.

### c. Третья серия опытов. Влияние ионов Ca в растворе NaCl

Растворы приготовлялись таким образом. Я брал нормальный раствор мерковского хлористого кальция (pro analisi) и прибавлял то или иное количество его к 0,5 по NaCl, причем в том случае, если осмотическое давление раствора сущест-

венно повышалось, разбавлял дестиллированной водой; крепость смеси ниже определяется по отношению к содержанию Са в долях нормального раствора $CaCl_2$.

Вся посуда тщательно промывалась дестиллированной водой. Растворы, конечно, аэризировались, взбалтывались с воздухом. До перенесения объектов в капле раствора под покровное стекло они обмывались последовательно в 5 порциях раствора на часовых стеклах (около 5 см³), причем из каждой порции переносились пипеткой в возможно малом количестве жидкости, а затем растворы, в которых они оказывались, тщательно перемешивались. Если допустить, что при перенесении объектов из морской воды в 5 см³ раствора в последний попадало 0,05 см³ морской воды и то же самое происходило при переносе во вторую и следующую порции, то, допуская каждый раз полное смешение, мы получили бы в пятой порции примесь $10^{-10}$ морской воды. Конечно, достигнуть такой чистоты вряд ли удается: трудно быть уверенным в полном смешении, в особенности потому, что морская вода должна задерживаться между наружным чехлом и мионемой стебельков, а также, может быть, в сократимых вакуолях сувоек. Вследствие этого не приходится удивляться, что цифры, получаемые в этой, как и в двух предшествовавших и во всех последующих сериях опытов, в пределах каждого опыта несколько различны, а также средние величины в двух параллельных опытах несколько отличаются. Но эти различия не очень велики, а потому и получаемые для каждого опыта средние цифры вполне сравнимы между собой. Я сначала даю в таблице общую сводку всех относящихся сюда опытов, а затем поясню подробности некоторых из них.

Опыты 14—23

Действие ионов Аа в растворе NaCl

| № опыта | Дата | Концентрация $CaCl_2$ в долях m раствора | Число колоний | Время до распадения киноплазмы в минутах для отдельных колоний | Среднее |
|---|---|---|---|---|---|
| 14 | 9.VII | 0,2 | 6 | 50.75.97.98.155.200 | 110 |
| 15 | 22.VII | 0,1 | 8 | 60.70.75.85.85.105.180.195 | 107 |
| 16 | 7.VII | 0,04 | 5 | 110.110.140.140.140 | 128 |
| 17 | 7.VII | 0,03 | 5 | 95.100.100.110.110 | 103 |
| 18 | 6.VII | 0,025 | 6 | 90.90.95.105.113.170 | 109 |
| 19 | 6.VII | 0,025 | 5 | 150.160.160.170.175 | 163 |
| 20 | 22.VII | 0,01 | 12 | 30.55.55.60.80.80.95.102.120 123.127.128 | 88 |
| 21 | 23.VII | 0,001 | 8 | 57.70.80.100.106.117.117.150 | 98 |
| 22 | 9.VII | 0,0005 | 6 | 85.130.145.145.145.>145 | 133 |
| 23 | 11.VII | 0,0001 | 6 | 10.14.14.16.20 | 15 |

В разъяснение этой таблицы следует сделать несколько замечаний



Опыт 19

Как средняя цифра (163), так и цифры, полученные для отдельных колоний, сравнительно высоки, что подает повод подозревать загрязнение морской водой; это представляется вероятным и потому, что в этом опыте в отличие от прочих морская вода отмывалась только в двух, вместо обычных четырех, промежуточных растворах. Прямым доказательством служит то обстоятельство, что у некоторых колоний головки продолжали в этом опыте долгое время работать ресничками. В следующей главе мы увидим, что работа ресничек возможна только в присутствии ионов Mg, которые могли здесь остаться лишь из морской воды.

Опыт 20

представляется более пестрым, чем остальные. Бросаются в глаза первые цифры 30, 55, 55... Эти цифры относятся к несколько попорченным при снимании колониям. Было бы правильнее их прямо исключить из итогов опыта, и тогда средняя повысилась бы с 88 до 102. Во время опыта я считал излишним производить с этими не вполне нормальными колониями более точные наблюдения, которые будут описаны в следующей главе. Но здесь я все-таки включил и эти цифры, чтобы придерживаться более тесно своих дневников.

Опыт 21

В объяснение довольно высоких цифр следует привести следующее. В течение опыта слабая концентрация Са в растворе сказывается в ранней и полной потере головок. На вторую половину опыта остаются почти голые стебли, которые, однако, сокращаются и реагируют на раздражение. Присмертная контракция также наступает рано, в среднем за 15 мин. до +, и распадение киноплазмы на капли протекает очень медленно. При более высоких концентрациях Са распадение на капли совершается значительно быстрее, в 2—10 мин., и только в опыте 21, относящемся также к очень слабому раствору (0,001), обратило на себя внимание то же явление: затяжная (в среднем 18 мин., в отдельных случаях от 5 до 65 мин.) присмертная контракция совершенно облысевших стеблей.

Опыт 22

Цифры, полученные для этого очень слабого раствора (0,0001 m $CaCl_2$), не отличаются от цифр, получаемых для чистых растворов NaCl. Однако, некоторая разница в результатах опыта была подмечена. В противоположность действию чистого раствора NaCl здесь рано (в среднем через 7 мин. после начала опыта) отпали все головки и началась присмертная контракция, которая затянулась дольше обыкновенного: 7—13 минут. Таким образом, полное облысение стеблей и затяжение присмертной контракции, которые мы отметили и в двух предшествовавших опытах, оказываются признаками, характерными для слабых растворов Са даже в том случае, если примесь Са к раствору NaCl слишком мала, чтобы влиять на общую продолжительность жизни сувоек.

Подводя итоги этой серии опытов, мы приходим к следующему заключению. *Примесь $CaCl_2$ в резкой степени ослабляет ядовитые свойства чистого раствора NaCl.* В девяти опытах, относящихся к различным концентрациям $CaCl_2$ (от 0,2 m до 0,0005 m), получена средняя продолжительность времени до распадения киноплазмы на капли: 115 минут вместо 15—26 минут, принятых нами предельными цифрами для действия чистых растворов NaCl. Уклонения в обе стороны от этой средней цифры 115 наблюдаются как в бо-

лее слабых, так и в более крепких растворах, причем даже минимальная цифра (88 мин.) резко отличается от максимальной для серии опытов с чистым NaCl (26 мин.).

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что задерживающее действие принадлежит уже весьма слабым растворам $CaCl_2$ (0,0005 m), при которых распадение молекул на ионы может считаться более или менее полным. Отсюда ясно, что м ы и м е е м з д е с ь д е л о н е с х и м и ч е с к и м д е й с т в и е м $CaCl_2$, а с д е й с т в и е м и о н о в Ca.

При условиях опытов нет возможности констатировать зависимость задерживающего действия ионов Ca от концентрации этих ионов в пределах от 0,2 m. до 0,0005 m. Повидимому, для полноты действия Ca необходима наличность в растворе лишь некоторого минимального количества ионов Ca. Повышение этого количества в более крепких растворах не оказывает заметного действия, а понижение ниже минимума (до 0,0001 m) прекращает задерживающее действие Ca, причем всего долее сказывается задерживающее действие Ca на продолжительность присмертной контракции до распадения киноплазмы на капли. Зависимость между концентрацией Ca и задерживающим действием раствора выражается приведенной на рис. 12 кривой, при построении которой на абсциссах отложены концентрации, а на

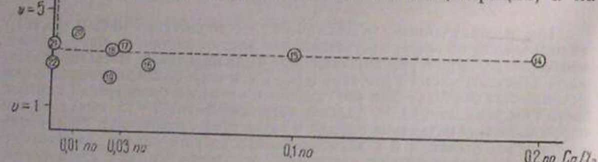



Рис. 12. Влияние концентрации ионов Ca в растворе NaCl на скорость распадения киноплазмы Z. alternans.

ординатах—средний период до распадения киноплазмы в соответствующих опытах (рис. 12) [1].

**d. Четвертая серия опытов: влияние ионов Mg в растворе NaCl**

Для приготовления нормального раствора $MgCl_2$ в моем распоряжении была полученная от Мерка кристаллическая соль

[1] Чтобы получить величину скорости реакции $v$, за условную единицу принята такая скорость, при которой процесс распадения происходит через 6 часов=360 минут. Если мы эту величину условно примем за единицу, то для опыта № 14 средняя скорость $v$ окажется: 360 : 110=3,3; а в опыте № 23 $v$=360 : 15=24, и т. д.



$MgCl_2+6H_2O$; по отношению к этой формуле я и производил вычисления. Возможно, что нормальный раствор, приготовленный таким образом, имел пониженную концентрацию вследствие недостаточного высушивания соли. Это не могло отразиться существенно на чистоте опытов, так как на осмотическом давлении всего раствора могло сказаться лишь в минимальных размерах; я допускаю, что изотоничным с морской водой является 0,4 m раствора $MgCl_2$, но это допущение приходилось иметь в виду лишь при приготовлении наиболее крепкого раствора, содержащего 0,1 m $MgCl_2$.

О п ы т ы 24—29

Действие ионов Mg в растворах NaCl

| № опыта | Дата | Концентрация $MgCl_2$ в долях m. раствора | Число колоний | Время до распадения киноплазмы в минутах | Среднее |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | | для отдельных колоний | |
| 24 | 26.VII.10 | 0,1 | 11 | 45.65.65.68.75.75.75.115.121 140.195 | 94 |
| 25 | 11.VII.10 | 0,03 | 8 | 105.125.180.180.180.180.195.>195 | 168 |
| 26 | 12.VII.10 | 0,01 | 7 | 125.125.155.295.295.390 | 230 |
| 27 | 26.VII.10 | 0,01 | 8 | 60.70.110.110 | 88 |
| 28 | 11.VII.10 | 0,003 | 6 | 52.52.75.125.125.125 | 92 |
| 29 | 12.VII.10 | 0,001 | 7 | 23.36.38.68.68.63.68 | 53 |

Примечания к этой таблице:

О п ы т 25

Опыт пришлось прервать через 195 мин., когда одна из колоний имела еще более или менее нормальный вид.

О п ы т 26

В опыте обратило на себя внимание раннее облысение стволов, причем почти все головки отвалились от стеблей задолго до потери последними нормальной сократимости. До полного облысения от начала опыта прошло от 90 до 215 мин., в среднем 137 мин. Присмертная контракция также весьма затянулась—до 45 мин., чем в значительной степени объясняется высота средней цифры (230). У одного экземпляра, у которого контракция началась через 215 мин. после начала опыта, киноплазма и спустя сутки оказалась нераспавшейся; этот экземпляр пришлось выкинуть из вычисления средней цифры.

О п ы т 27

Четыре из наблюдавшихся в опыте колоний застыли в присмертной контракции, и распадения киноплазмы на капли у них не наблюдалось. Для характеристики полученных в этом опыте результатов могут служить цифры, определяющие время до наступления присмертной контракции 60. 60. 60. 60. 60. 75. 90. 110=в среднем 72 мин.

Опыт 28

Очень рано (у всех экземпляров через 20 мин. после начала опыта) отвалились почти все головки. Период до наступления присмертной контракции от 32 до 60, в среднем 44 мин. Продолжительность присмертной контракции до полного распадения киноплазмы очень велика: от 20 до 70, в среднем 48 мин.

Опыт 29

Все колонии лысеют через 20—25 мин.; растягивание контракции менее резко, чем в опытах 26, 27, 28.

Результаты опытов с влиянием ионов Mg на ядовитое для сувоек действие растворов NaCl в цифровом отношении почти совпадают с опытами предшествующей серии. Для шести опытов, относящихся к растворам $MgCl_2$ от 1,0 до 0,001 m, получилась средняя цифра 121 минута—срок до распадения киноплазмы на капли. Однако, бросается в глаза большая пестрота результатов: максимум—230 мин., минимум—53 мин. Но и этот минимум, относящийся к самой слабой из испробованных примесей $MgCl_2$, вдвое выше максимума для действия чистого раствора NaCl (26 мин.). Уменьшение концентрации Mg до 0,01 и ниже сказывается в раннем отпадении головок и в затягивании процесса присмертной контракции. В опытах с Ca оба эти явления наблюдались при понижении концентрации до 0,001 и ниже.

**е. Пятая серия опытов: влияние ионов Sr, Ba и Hg в растворе NaCl**

Ионы Ca и Mg представляют обычную естественную примесь морской воды. Мы убедились, что ничтожные количества этих ионов задерживают ядовитое действие NaCl—главной составной части морской воды. Естественно возникает вопрос: не могут ли ионы Ca и Mg в своем задерживающем действии быть замещены другими двухвалентными ионами—Sr, Ba, Hg и т. д. В таких условиях, в которых мне приходилось работать, выбор химически чистых солей был ограничен. Лишь к концу своего пребывания в Виллафранке я успел получить чистый $SrCl_2$ и у меня уже не было времени получить достаточное количество цифровых результатов. Я убедился лишь качественно, что 0,01 m и более крепкие растворы этой соли оказывают задерживающее влияние на ядовитость NaCl. По некоторым дополнительным признакам Sr-ионы оказались сходными в своем действии с Mg-ионами.

Особенно интересным мне представлялось проверить действие ионов Ba и Hg. Хлористые соединения этих металлов в крепких растворах оказывают чрезвычайно ядовитое действие на сувоек, как и вообще на все живые клетки. При умирании в этих крепких растворах киноплазма стебелька разбухает, стебелек скручивается и остается в таком состоянии; распадения на капли не происходит. По всей вероятности, киноплазма при свертывании белка успевает перейти в состояние жела в скрученном состоянии. Чтобы подметить задерживающее влияние Ba- и Hg-ионов, необходимо употреблять сильно разведенные растворы.



Опыт 30

12. VI. 10. 4 ч. 5 мин. 4 колонии Z. alternans положены через 4 промежуточных раствора в 0,5 m NaCl+0,01 m $BaCl_2$. 4 ч. 20 мин. Уже не реагируют на раздражения, стволы одних колоний в диастоле, других—в систоле. Головки разбухли, с большими вакуолями, не работают ресничками. У *A* и *D* несколько головок отпало. 4 ч. 30 мин. *A*, *C* и *D* растеряли почти все головки, но у *B* головки все еще целы. У всех четырех колоний началась присмертная контракция—образовались контракционные колена, которые медленно передвигаются, причем одна за другой отпадают капли киноплазмы. 5 ч. 10 мин. *C*+. 5 ч. 20 мин. *A*+. 5 ч. 40 мин. +'. У *B* и *D* последние изгибы контракционной волны. 5 ч. 43 мин. *D*+, у *B* последнее контракционное колено осталось нераспавшимся.

Опыт 31

13. VII. 10. 1 ч. 30 мин. 4 колонии Z. alternans положены через 4 промежуточных раствора в 0,5 m NaCl+0,001 m $BaCl_2$. 1 ч. 45 мин. Все облысели, неподвижны. У *C* и *D* начинается контракционная волна. 2 ч. д. *D*+. У *A* и *B* начинается контракция боковых ветвей. 2 ч. 40 мин. У *A*, *B* и *C* в части ствола киноплазма распалась на капли, но некоторые колена еще не исчезли. 3 ч. 05 мин. без изменений.

Опыт 32

13. VII. 10. 9 ч. 53 мин. утра. 5 колоний положены через 4 промежуточных раствора в 0,5 m NaCl+0,0001 m $BaCl_2$. 10 ч. утра. Стебли у всех еще целы, у некоторых колоний сокращаются, у всех отпало по нескольку головок. 10 ч. 10 мин. Все облысели; у всех обозначаются контракционные колена. 10 ч. 18 м. *D*+. 10 ч. 35 мин. *C*+. *B*, у *A* и *E* последние контракционные колена. 10 ч. 42 м. *A*+. 10 ч. 47 мин. *A*+.

**Действие ионов Ba в растворе NaCl**

| № опыта | Число колоний | Концентрация раствора $BaCl_2$ | Время до отпадения 1-й головки в минутах | | Время до начала контракции в минутах | | Время до распадения киноплазмы в минутах | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | для отдельных колоний | среднее | для отдельных колоний | среднее | для отд. колоний | среднее |
| 29 | 4 | 0,01 | 10.15.25.65 | 25 | 25.25.25 25 | 25 | 65.75.98. >120 | >80 |
| 30 | 4 | 0,001 | — | — | 15.15.15 | 15 | 30 ост. >95 | — |
| 31 | 5 | 0,0001 | 7.7.7.7.7 | 7 | 14.17.17 17.17 | 16 | 25.42.42 50.54 | 43 |

Подводя итоги опытам с Ba, мы видим, что присутствие этих двухвалентных ионов в растворе NaCl почти не отодвигает

времени наступления присмертной контракции. Но в чистых растворах NaCl по наступлении контракции самый процесс распадения киноплазмы на капли протекает очень быстро: в 1—2 мин. Здесь же он принимает характер медленно передвигающейся контракционной волны и сильно задерживается; в некоторых случаях при действии более сильных растворов Ba (0,001 и выше) часть киноплазмы так и остается нераспавшейся, на стадии контракции. Любопытно, что примесь 0,0001 m $BaCl_2$ сказывается уже вполне ясно, задерживая процесс распадения киноплазмы почти вдвое (в среднем 43 мин. вместо 16—26 мин., в чистом NaCl).

Чтобы наблюдать задерживающее действие ионов Hg, надо брать еще более разведенные растворы. Уже примесь 0,0001 m $HgCl_2$ к 0,5 m NaCl в течение немногих первых минут убивает сувоек, причем головки отваливаются, а стебельки очень сильно скручиваются и остаются в таком состоянии, повидимому, вследствие свертывания белков протоплазмы. Но при дальнейшем уменьшении концентрации $HgCl_2$ до 0,00003 m и 0,00001 химического действия сулемы—свертывания белков —повидимому не обнаруживается и распадение киноплазмы после присмертной контракции в большинстве случаев только задерживается.

**Действие ионов Hg в растворе NaCl**

| № опыта | Дата | Число колоний | Концентрация раствора $HgCl_2$ | Время до отпадения 1-й головки в минутах | | Время до начала контракции в мин. | | Время до распадения киноплазмы в мин. | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | для отдельных колоний | среднее | для отдельных колоний | среднее | для отдельных колоний | среднее |
| 32 | 13.VII | 5 | 0,00003 | 10.10.10 10.10 | 10 | 10.10.15 15.25 | 15 | 28.31.43 >45>45 | >34 |
| 33 | 11.VII | 2 | 0,00001 | 8.15 | 11 | 15.35 | 25 | 25.50 | 37 |

Задержка процесса распадения киноплазмы на капли благодаря примеси ионов Ba и Hg к NaCl весьма напоминает такое же действие очень слабых растворов ионов Ca и Mg. Мы видели в опытах 22 и 23 с Ca и опытах 27—28 и 29 с Mg, что при действии таких растворов NaCl, примесь к которым Ca или Mg не достигает известного минимума, бросается в глаза именно то растяжение периода присмертной контракции, которое мы видим в слабых растворах Ba и Hg.

#### f. Шестая серия опытов: влияние ионов K в растворе NaCl

Опыты производились с хлористым калием, полученным от Мерка, и ставились таким же образом, как описанные в предшествующих трех сериях.



В противоположность ионам Ca и Mg, а также Sr, Ba, Hg ионы K, примешанные в небольших количествах к раствору NaCl, не только не задерживают наступления присмертной контракции, но даже ускоряют этот процесс.

В первом опыте (опыт 34) я исследовал действие раствора 0,5 по NaCl+0,001 по KCl. Потребовалось 10 минут, чтобы провести шесть колоний Z. alternans через 5 промывных растворов. При исследовании в последнем через 10 мин. после начала опыта у четырех колоний киноплазма в стебельках оказалась уже распавшейся на капли, две другие колонии были еще живы, хотя совсем облысели, но с цельным стеблем. Через 2—3 минуты началась контракция стебля и у этих двух колоний; у одной из них киноплазма тотчас же распалась на капли, у другой контракция растянулась на 10 мин. Ни в одном из опытов с чистым NaCl у меня не получалось такого раннего распадения киноплазмы.

Результаты второго опыта (опыт 35) еще определеннее. 14. VII. 2 ч. 40 мин. я положил 6 колоний Z. alternans в 0,5 по NaCl+0,01 по KCl, стараясь как можно быстрее провести через 5 промывных растворов. Уже при перенесении во второй промывной раствор я заметил под лупой начало контракции. Когда через 6 мин. (2 ч. 46 мин.) я начал рассматривать под микроскопом, все колонии оказались мертвыми, стебли облысели, киноплазма распалась.

Я много раз повторял этот опыт в той же форме с одним и тем же результатом: по большей части стебли всех колоний распадались ранее начала наблюдения. Чтобы проследить начало процесса, пришлось ставить опыты в менее чистой форме: положив колонии под покровное стекло в морскую воду, пропускать приготовленный раствор под покровное стекло.

Опыт 36

14. VII. 3 ч. 35 мин. 4 колонии Z. alternans положены в морскую воду под покровное стекло, пропускается раствор 0,5 по NaCl+0,01 по KCl. Резкое сокращение, движения останавливаются, головки отпадают. 3 ч. 42 м. D+.3 ч. 45 мин. *ABC* в присмертной контракции, лысые 3 ч. 50 мин. A+, C+.3 ч. 55 мин. *B*+.

Таким образом, даже при том условии, что в начале опыта имеется некоторая примесь морской воды, средняя продолжительность времени до распадения киноплазмы 14 мин.—меньше, чем при действии чистого раствора NaCl.

Ионы K в растворе NaCl оказывают действие, противоположное ионам Ca и Mg (также Ba и Hg).

**g. Седьмая серия опытов: действие изосмотичных с морской водой растворов KCl, чистых и с примесью ионов Ca, Mg, Sr**

Так как ионы K не обнаружили антагонистического влияния на растворы NaCl, то возникла мысль поставить все описанные выше серии опытов с заменой основного раствора NaCl раствором KCl. Результаты во всех случаях получились в высокой степени совпадающими.

Опыт 37

17. VII. 2 ч. 10 мин. 5 колоний Z. alternans положены в 0,5 по KCl через 5 промежуточных жидкостей. 2 ч. 19 мин. Головки еще целы, стебли сокращаются. 2 ч. 21 мин. Головки у всех колоний начинают отваливаться. 2 ч. 30 мин. У всех пяти колоний начинается контракция и спустя несколько секунд киноплазма распадается на капли и стебель выпрямляется.

Таким образом, заметной разницы между действием изосмотичных с морской водой чистых растворов NaCl и KCl подметить не удается.

**Действие ионов Ca в растворе KCl**

| № опыта | Дата | Концентрация $CaCl_2$ в долях m раствора | Число колоний | Время до распадения киноплазмы в минутах: для отдельных колоний | среднее |
|---|---|---|---|---|---|
| 38 | 16.VII.10 | 0,1 | 10 | (60.60).75.89. 130. 155.165>180 >180>180 | >127 |
| 39 | 15.VII.10 | 0,01 | 7 | 63.88.115.118.122.189.195 | 127 |
| 40 | 21.VII.10 | 0,001 | 14 | 17.17.22.22.25.25.32.32.36.47. 57.57.57.83 | 38 |

**Действие ионов Mg в растворе KCl**

| № опыта | Дата | Концентрация $MgCl_2$ в долях m раствора | Число колоний | Время до распадения киноплазмы в минутах: для отдельных колоний | среднее |
|---|---|---|---|---|---|
| 41 | 16.VII | 0,1 | 9 | 55.90.100.120.130.135.135.150 175 | 121 |
| 42 | 15.VII | 0,01 | 9 | 25.40.45.53.60.65.68.80.80.80 | 57 |
| 43 | 21.VII | 0,001 | 8 | шесть <11.15.20 | < 12 |

Примечания к опытам:

Опыт 38

Когда опыт через 3 часа после начала был прерван, три колонии оставались еще нормальными. С другой стороны, две колонии, давшие минимальные цифры (60), оказались в ненормальных условиях—за краями



покровного стекла, где подвергались высыханию. Поэтому средняя величина должна была быть несколько увеличенной. Присмертная контракция быстро заканчивается (через ½ мин.) распадением киноплазмы.

Опыт 40

С несомненностью обнаруживается недостаток ионов Ca для полной задержки. Среднее время до отпадения первой головки около 18 мин., до начала присмертной контракции—27 мин., а продолжительность присмертной контракции—от 6 до 30 мин.—заметно выше нормальной.

Опыт 41

До отпадения первой головки от 50 до 120 мин., в среднем 86 мин.; до начала присмертной контракции от 50 до 125 мин., в среднем 106 мин. Присмертная контракция ясно задержана, от 5 до 50 мин., в среднем 15 мин.

Опыт 42

До отпадения первой головки около 10 мин. Присмертная контракция задержана.

Опыт 43

Влияние Mg-ионов совсем не заметно.

Хотя опытов с влиянием ионов Ca и Mg в растворах KCl в моем распоряжении меньше, чем по отношению к растворам NaCl, тем не менее полное совпадение результата ясно. Для примесей 0,01—0,1 m Ca к раствору KCl период до распадения киноплазмы равен 127 мин., что очень близко к среднему из 9 опытов с $NaCl + CaCl_2 = 115$ мин. Для примеси 0,1 m Mg период до распадения киноплазмы равен 121 мин.; случайно это число вполне совпадает с средним, полученным из 6 опытов с примесью ионов Mg к NaCl.

Замена основного раствора хлористым калием вместо хлористого натрия обнаруживается только в одном отношении. Примеси ионов Ca и Mg должны при KCl быть более значительны, чем при NaCl. Теперь уже при 0,001 m $CaCl_2$ задерживающее действие ослаблено и сказывается, главным образом, в удлинении присмертной контракции; а при NaCl даже примесь 0,0005 m $CaCl_2$ обнаруживала полное задерживающее действие. Примесь 0,01 m Mg к KCl оказывает такое же ослабленное действие, как примесь 0,001 m Mg к NaCl, а примесь 0,001 m Mg к KCl оказывается совсем недействительной.

**h. Восьмая серия опытов. Действие изосмотичных с морской водой растворов $CaCl_2$, $MgCl_2$, LiCl, $NH_4Cl$**

Ионы Ca и Mg, примешанные в небольшом количестве к растворам NaCl и KCl, замедляют разрушительное действие последних. Этого, конечно, недостаточно для того, чтобы a priori ожидать, что чистые растворы $CaCl_2$ и $MgCl_2$ должны быть свободны от всякого ядовитого действия. Напротив, Ж. Лёб,

к выводам которого так близко подходят приведенные выше данные об ядовитом действии NaCl и об антагонизме между ионами Na и K, с одной стороны, и Ca и Mg—с другой, склонен к тому заключению, что и чистые растворы $CaCl_2$ и $MgCl_2$ также ядовиты, но ядовитое действие их снимается в присутствии противодействующих им Na и K.

Чтобы приготовить изосмотичные с морской водой растворы $CaCl_2$ и $MgCl_2$, я брал 0,4 m растворы этих солей (вычисляя по отношению к безводным солям). После промывки в нескольких промежуточных растворах колонии оставлялись или под покровным стеклом в водяной бане или в закрытых стеклянных чашках.

Опыт 44

1. VII. 10. Четыре больших колонии Z. mucedo положены в 20 см³ 0,4 m $CaCl_2$. Через 24 часа одна колония оказалась мертвой с распавшейся киноплазмой; три живы, стебельки периодически сокращаются, но преимущественно находятся в состоянии систолы.

Опыт 45

1. VII. 10. 4 ч. 17 мин. Три колонии Z. mucedo положены в 0,4 m $CaCl_2$ под покровное стекло. Первые минуты—систола; затем выпрямляются и периодически сокращаются, обнаруживая наклонность задерживаться на стадии систолы. Поставлены на ночь во влажную камеру. 2. VII. 11 часов утра. Много колоний в прекрасном состоянии со здоровыми, несвернутыми головками. Даже у тех колоний, у которых большинство головок испортилось или отвалилось, стебли по большей части живы и нормально сокращаются. 3. VII—то же. 4. VII. 12 часов утра—все колонии умерли; у многих киноплазма в стебельках осталась нераспавшейся.

Опыт 46

1. VII. 4 ч. 45 м. дня. Две больших и три маленьких колонии Z. alternans положены в 0,4 m $CaCl_2$ под покровное стекло. Обнаруживают наклонность оставаться в стадии систолы. 10½ часов утра. После ночи во влажной камере все пять колоний в превосходном состоянии, периодически сокращаются. Головки свернуты, не работают ресничками. 3. VII. 2 часа дня. Все пять колоний с цельной киноплазмой. Раздражимость несколько ослаблена, но одна большая (*A*) и две маленьких колонии (*C* и *D*) ясно реагируют на толчки; вторая—большая—не сокращается; последняя—маленькая—колония (*E*) долго не поддается раздражению, но вдруг сокращается и остается скрученной 30 мин., затем выпрямляется. 4. VII. Обе больших колонии (*A* и *B*) мертвы, с распавшейся киноплазмой, но маленькие колонии живы и сократимы; стебли их целы.

Опыт 47

11. VII. 11 ч. 50 м. утра. 8 колоний Z. alt. и 1 кол. Z. muc. положены под покровное стекло в 0,4 m $CaCl_2$. Сокращаются и остаются в систоле, часто вздрагивая, но не выпрямляясь совершенно. В течение первого часа все теряют головки (через 15. 15. 15. 40. 40. 50. 50. 55 мин.). Через час все колонии расправляются в полной диастоле, но часто энергично сокращаются (3—8 раз в мин.). Отпадение новых головок прекратилось. Головки не раздуваются, как в NaCl, а, наоборот, сжимаются, повидимому, вследствие экзосмоза. Только спустя три часа одна из колоний



умирает с распадением киноплазмы. За ней следуют в течение ближайших 4 часов другие колонии Z. alternans, но Z. mucedo и через 24 часа оказывается в прежнем состоянии. Период присмертной контракции короткий. Число минут до распадения киноплазмы на капли у Z. alternans 190. 240. 290. 315. 315. 425. 230. 430, в среднем 317 мин.

Опыт 48

1. VII. 3 ч. дня. Несколько колоний Z. mucedo положены под покровное стекло в 5% раствор кристаллического $MgSO_4$ (сильно гипотонический раствор). Во многих головках возникли пузыри. 3 ч. 05 м. Пропущен 8% раствор $MgSO_4$—то же. Пропущена морская вода. Все колонии оправились, нормальны. 4 ч. 03 мин. Пропущен 12% раствор кристаллического $MgSO_4$. После короткого промежутка принимают нормальный вид, стебли вытянуты, очень редко сокращаются. Головки раскрыты, работают ресничками. Оставлены на ночь во влажной камере. 2. VII. 11 ч. 30 мин. утра. То же положение вещей. Многие головки открыты, работают ресничками. Стебли вытянуты, изредка при раздражении сокращаются.

Опыт 49

12. VII. 2 ч. 30 мин. дня. Одиннадцать Z. alternans и Z. mucedo положены в 0,4 m $MgCl_2$. В течение трех часов колонии здоровы, многие головки открыты, работают ресничками. Стебли преимущественно вытянуты, изредка сокращаются. В 6 часов вечера наблюдения приостановлены, причем только 2 колонии Z. alternans оказались мертвыми, остальные живы, но уже не работают ресничками. 13.VII. 12 ч. дня. Все колонии за ночь умерли.

В то время как в присутствии NaCl даже значительная примесь Ca и Mg (0,1 и 0,2 m) задерживает ядовитое действие лишь в той же степени, как и значительно более разведенные растворы, в чистых изотоничных с морской водой растворах $CaCl_2$ и $MgCl_2$ (а также $MgSO_4$) сувойки выживают значительно долее, иногда по нескольку суток. Ввиду того, что длительные опыты с сувойками при невозможности кормления и при затруднительности обмена газов встречают большие трудности, я не мог здесь получить вполне точные цифры и не в состоянии ответить на вопрос, чем объясняется некоторая пестрота полученных результатов.

* * *

Что касается $NH_4Cl$ и LiCl, то a priori следовало бы ожидать, что их действие аналогично действию NaCl и KCl. Для $NH_4Cl$ это предположение подтверждается в полной мере.

Опыт 50

29. VII. 1 ч. 35 мин. 11 колоний Z. alternans положены в 0,5 m $NH_4Cl$ через 5 промежуточных растворов. До отпадения первой головки проходит 10. 12. 15. 16. 16. 16. 17. 17. 17—в среднем около 15 мин. До начала присмертной контракции: 15. 15. 16. 16. 16. 16. 18. 18. 18. 18. 25—в сред-

нем около 17 мин. До распадения киноплазмы на капли: 19. 20. 20. 20. 20. 20. 20. 25. 25. 30. 30—в среднем около 22 мин.

Опыт с хлористым литием дал результаты, несколько менее совпадающие с действием Na и K.

Опыт 51

29. VII. 10. 2 ч. 40 мин. Семь колоний Z. alternans положены через 5 промежуточных растворов 0,5 по LiCi До отпадения первой головки ∠30 ∠30 ∠30. 30. 40. 40. 40—в среднем ∠35 мин. До начала присмертной контракции ∠30 ∠30 ∠30. 35. 40. 50. 65—в среднем ∠43 мин. До распадения киноплазмы 31. 35. 35. 50. 50. 60. 70—в среднем 47 мин. Не исключена возможность, что препарат не совсем чист.

Сравнивая действие изосмотичных растворов NaCl, KCl, LiCi, $NH_4Cl$, $MgCl_2$ и $CaCl_2$, мы видим, что эти хлориды распадаются на две резко обособленные группы: хлориды одновалентных металлов Na, K, Li, $NH_4$ оказывают резкое ядовитое действие на стебелек сувойки и вызывают распадение киноплазмы в срок менее, чем полчаса (для Li 47 мин.), тогда как в растворах хлористых соединений двувалентных щелочноземельных металлов Mg и Ca сувойки выживают иногда долее суток [1].

### i. Девятая серия опытов; роль анионов

До сих пор мы брали во всех опытах хлористые соединения различных металлов, изучали действие катионов. Играют ли также и анионы какую-либо роль в процессе распадения киноплазмы на капли? Чтобы разрешить этот вопрос, я испробовал прежде всего действие на Zoothamnium изосмотичных с морской водой растворов различных солей натрия.

Действие 0,5 m $NaNO_3$ оказалось всего более схожим с действием 0,5 m NaCl. Через 8 мин. у всех колоний начинают отваливаться головки, раздражимость исчезает. Через 10—12 мин. начинается присмертная контракция, которая протекает быстро, и тотчас же стебли выпрямляются с распадением киноплазмы на капли (опыт 52—25.VII).

[1] В 1911 г. я начал новую серию опытов, причем, с одной стороны, изучал действие RbCl и CsCl, а с другой стороны—имел возможность получить более точные цифровые данные для определенной температуры. На этот раз я пришел к заключению, что граница между одно- и двувалентными катионами не столь резка, как я думал ранее. Я установил следующий ряд катионов: K—Rb—Na—Cs—$NH_4$—Li—Sr—Mg—Ca Скорость распадения киноплазмы на капли в изосмотических растворах катионов в этом ряду постепенно падает, начиная от K к Ca. Путем прибавления небольших количеств хлорида ниже стоящего в ряду катиона скорость реакции уменьшается, но не может стать ниже, чем в чистом растворе хлорида прибавляемого катиона. Эти опыты будут опубликованы позднее в более подробном виде. *(Примеч. к корректуре немецкой работы.)*



Ядовитое действие $NaNO_3$ может быть замедлено прибавлением $Ca(NO_3)_2$.

Опыт 53

25. VII. 10. 1 ч. 22 мин. 8 колоний Z. alternans положены через 5 промежуточных растворов 0,5 m $NaNO_3$+0,01 m $Ca(NO_3)_2$. 1 ч. 50 мин. Все сократимы, головки целы, втянуты или расправлены, ресничками не работают. 2 ч. 10 мин. У семи колоний отвалились головки. 2 ч. 20 мин. умирает первая колония с распадением киноплазмы на капли. Присмертная контракция короткая. За ней следуют шесть колоний, но восьмая держится значительно дольше; она теряет головку в первые 4 ч. 25 мин. и мало-помалу совсем лысеет. Но даже в 5 ч. 45 мин. при вынужденном перерыве опыта ее облысевший ствол еще отвечает сокращением на раздражение и киноплазма остается целой. До+ проходит 58. 83. 83. 83. 87. 120. 130. 200; считая последнюю цифру равной 200, получим средние 105 мин.—цифра близкая к тем, которые получены при соответствующих опытах с хлоридами (средняя 115 мин.).

Совершенно иную картину дает перенесение Z. alternans из морской воды в растворы NaF, NaJ, $Na_2CO_3$, $Na_2SO_4$, $Na_3H_3C_6O_7$.

Опыт 54

25. VII. 11 час. 25 мин. Z. alternans положены в 0,5 m NaF. 11 час. 45 мин. Все в неподвижной контракции с сильно закрученным стеблем. Головки не отваливаются, но с большими пузырями. В течение многих часов картина не меняется. Сувойки зафиксированы.

Опыт 55

27. VII. 11 ч. 35 мин. утра. 8 экз. Z. alternans положены в 0,5 m NaF+0,01 m $MgCl_2$. 11 ч. 45 мин. Все в неподвижной контракции с сильно закрученным стеблем. Головки целы, вытянуты и развернуты с выставленными ресничками. Гигантские вакуоли. Ядра резко выступают—фиксированы.

Опыт 56

25. VII. 10 ч. 35 мин. 4 экз. Z. alternans положены в 0,5 m NaJ. 10 ч. 45 мин. Все без движения. Немногие головки отвалились; оставшиеся с большими вакуолями. Стебли фиксированы наполовину, в вытянутом состоянии, с ясной контракционной волной.

Опыт 57

25. VII. 3 ч. 20 мин. дня. Пять колоний Z. alternans перенесены в 0,35 m $Na_2SO_4$. 3 ч. 30 мин. Все неподвижны, не отвечают на раздражения, вытянуты: головки развернуты, реснички выставлены, не работают, вакуоли нет [1]. 3 ч. 45 мин. На верхушках всех стеблей обозначаются контракционные изгибы. Головки целы, но испортились—с большими вакуолями, реснички исчезли. Контракционная волна на стеблях выражается яснее. 4 ч. 20 мин. Часть киноплазмы у всех колоний распалась, повсюду еще заметны контракцинные колена. 5 ч. 10 мин. Распадение киноплазмы все еще не дошло до конца.

[1] В поверочном опыте сувойки на этой стадии зафиксированы сулемой—получились идеальные препараты; головки остались расправленными, стебель вытянут.

Опыт 58

27. VII. 10. 3 ч. 15 мин. Пять колоний Z. alternans перенесены в 0,35 m $Na_2SO_4$+0,01 m $MgSO_4$. 3 ч. 30 мин. Стволы вытянуты, неподвижны, не реагируют на раздражения. Головки развернуты, вытянуты, с выставленными неподвижными ресничками. 3 ч. 45 мин. У *E* ствол в контракции; головки раздуваются, теряют реснички, внутри большие вакуоли. Вскоре и остальные колонии приходят в то же состояние, в котором и остаются долгое время—фиксируются. Полная контракция через 30. 40. 43. 50. 55— в среднем 45 мин.

Опыт 59

27. VII. 10. 1 ч. 40 мин. 8 колоний Z. alternans перенесены в 0,35 m $Na_2SO_4$+0,01 m $CaCl_2$ (осадок!). 1 ч. 53 мин. Стволы вытянуты, неподвижны, не реагируют на раздражения. Головки вытянуты, развернуты, с выставленными неподвижными ресничками. 2 ч. дня. У всех колоний намечается на верхушках контракционная волна, которая мало-помалу переходит на весь стебель. Кое-где на боковых ветвях или внизу стебля киноплазма распадается на капли, но большая часть стебля фиксируется в скрученном состоянии. Головки портятся, раздуваются, теряют реснички, но лишь немногие отваливаются. Через 20—25 мин. все в контракции.

Опыт 60

30. VII. 10. 1 ч. 45 мин. Три колонии Z. alternans перенесены в 0,35 m $Na_2CO_3$. Резкое сокращение, затем вытягиваются. Головки вытянуты, но закрыты. 2 ч. У *A* и *C* начинается контракционная волна. 2 ч. 13 мин. *A* и *C* в полной контракции, у *B* обозначается контракционное колено. Застывают в контракции. 2 ч. 45 мин. Пропущено 0,35 m $MgCl_2$. Никаких изменений. Распадения киноплазмы не наблюдается.

Опыт 61

30. VII. 10. 10 ч. 55 мин. Семь колоний Z. alternans перенесены в 0,25 m $Na_3H_5C_6O_7$. 11 ч. 05 мин. Все неподвижны, не реагируют на раздражения. На верхушке стволов начинается контракция. 11 ч. 30 мин. Контракция стволов усиливается, постепенно прибавляются новые колена. 11 ч. 40 мин. Все колонии в полной контракции. За все время не замечено ни одного сокращения. 12 ч. 10 мин. Все в прежнем положении. Пропущено под край покровного стекла 0,35 m $MgCl_2$. В течение пяти минут все стволы выпрямляются с распадением киноплазмы на капли.

Описанная серия опытов, несомненно, далеко не полна. В моем распоряжении не было достаточного количества солей, на чистоту которых я мог бы вполне положиться, а кроме того не было и времени, так как эти опыты производились в конце моего пребывания в Виллафранке. Но все-таки и эти опыты позволяют сделать некоторые выводы.

Прежде всего все испробованные анионы можно разделить на две группы, в одну из которых входят Cl и $NO_3$, а в другую: F, J, $CO_3$, $SO_4$, $H_5C_6O_7$. Анионы второй группы резко отличаются малой растворимостью своих соединений с Ca, между тем как $CaCl_2$ и $Ca(NO_3)_2$ легко растворимы. Возможно, что различной растворимостью кальциевых соединений объясняется и разница в физиологическом действии обеих групп анионов.



Уже при сравнении действия различных катионов мы видели, что процесс умирания стебелька сувойки распадается на две независимые половины. Сначала возникает присмертная контракция—стебелек сокращается; затем или немедленно, или спустя более или менее значительный промежуток времени киноплазма распадается на капли, и стебелек выпрямляется.

При действии NaCl и $NaNO_3$ присмертная контракция очень коротка и быстро ведет к распадению киноплазмы на капли. Соединения Na с анионами второй группы (дающими трудно растворимые соли с Ca) вызывают присмертную контракцию так же быстро, как NaCl и $NaNO_3$, но процесс распадения киноплазмы затягивается и может быть совсем устранен, так что стебелек фиксируется в скрученном состоянии. Прибавление солей Ca ведет здесь к образованию осадка и не оказывает существенного влияния на результаты (опыт 59). Прибавление $MgSO_4$ к $Na_2SO_4$ (опыт 58) несколько отсрочивает наступление присмертной контракции, но задержка распадения киноплазмы на капли в этом опыте наблюдается так же, как и в отсутствии Mg.

Настоящая серия опытов устанавливает особенно ясно, что присмертная контракция представляет такое состояние стебелька, которое резко отличается от обычной систолы, сменяющейся диастолой. Присмертная контракция есть реакция уже необратимая. Перенесение колоний, которые застыли в контракции от действия $Na_2CO_3$, в чистый раствор $MgCl_2$ (опыт 60) не может вернуть эти колонии к нормальному состоянию. *Точно так же остается без влияния и перенесение в морскую* воду.

По вопросу о причинах задержки распадения киноплазмы на капли наиболее естественным представляется с первого взгляда такое соображение. Растворы NaJ, NaF, $Na_2SO_4$, $Na_2CO_3$ и $Na_2H_5C_6O_7$ «фиксируют» стебелек так же, как крепкие растворы сулемы и другие фиксирующие жидкости, которые вызывают свертывание белка, т. е. образование нового прочного твердого скелета, закрепляющего стебелек в свернутом состоянии. Возможно, что в некоторых из описанных опытов такая фиксация, т. е. превращение солов протоплазмы в желы, действительно имеет место. Но не всегда: опыт 59 не может быть истолкован таким образом. От действия лимоннокислого натрия (*Trinatriumcitrat*) стебельки быстро приходят в состояние присмертной контракции и замирают в этой стадии, причем распадения киноплазмы на капли не наблюдается вовсе, но перенесение в $MgCl_2$ вызывает немедленное полное распадение киноплазмы. Значит, здесь не происходит выпадения твердого скелета, который препятствовал бы образованию капель, но этот процесс только замедляется и может быть ускорен действием $MgCl_2$.

К сожалению, у меня нет опытов, которые разъяснили бы, влияет ли здесь катион Mg или анион Cl [1].

**к. Выводы**

Подводя итоги опытам, описанным в настоящем отделе, мы видим, что при замене морской воды растворами различных электролитов рано или поздно происходит «умирание» стебелька, т. е. присмертная контракция, которая в противоположность обычной диастоле является реакцией необратимой; затем может последовать (а может и быть задержанным) распадение киноплазмы на капли.

Все испробованные катионы можно распределить на две антагонистически действующие группы. К первой группе относятся Na, K, NH и Li; чистые растворы их хлоридов вызывают в короткое время умирание стебелька. Ко второй группе относятся Mg, Ca и, повидимому, Sr; в растворах их хлоридов стебельки выживают долгое время, так что точное определение периода оказывается затрудненным ввиду невозможности устранить при таком периоде вредное действие других условий. Вследствие этого антагонизм между обеими группами можно установить только односторонний. Катионы второй группы задерживают разрушительное действие NaCl и KCl, но подметить влияние небольших примесей катионов первой группы в растворах $MgCl_2$ и $CaCl_2$ не удается.

Испробованные анионы распадаются также на две группы. К первой относится Cl и $NO_3$, кальциевые соединения которых легко растворимы в воде; ко второй—$SO_4$, $CO_3$, J, F, $H_5C_6O_7$, образующие труднорастворимые соли с Ca. Растворы солей натрия с анионами первой группы вызывают распадение киноплазмы тотчас же за присмертной контракцией; анионы второй группы, вызывая в соединениях с Na быструю присмертную контракцию, задерживают распадение киноплазмы. Произведенные мною опыты не дают основания говорить об антагонизме двух групп анионов.

Таковы фактические итоги приведенных в настоящей главе экспериментов. Можно было бы остановиться на этом фактическом изложении. Но я предпочитаю сделать попытку теоретического обоснования этих фактов, подчеркивая, что развиваемая

[1] Высказанное выше мнение, что разделение анионов на две группы (осаждающие и не осаждающие Ca), не является случайным совпадением, а действительно соответствует сущности процесса, подтверждается моими новыми опытами 1911 г. Я исследовал действие уксуснокислого и молочнокислого натрия и нашел, что эти два аниона принадлежат к той же группе, как Cl и $NO_3$; я это заранее предвидел, так как молочнокислый и уксуснокислый кальций так же хорошо растворимы в воде, как $CaCl_2$ и $Ca(NO_3)_2$. *(Примечание к корректуре немецкой работы.)*



далее гипотеза имеет чисто служебный, рабочий характер. Ее назначение—только ставить вопросы при дальнейших поверочных экспериментах.

Какими причинами вызывается присмертная контракция? Она в такой степени похожа на нормальную стадию систолы, что нет оснований отказываться здесь от того объяснения, которое было дано в первой главе этой части: причиной присмертной контракции является увеличение поверхностного натяжения между киноплазмой и текоплазмой. Но между тем, как при нормальной систоле увеличение поверхностного натяжения есть реакция обратимая, увеличение поверхностного натяжения, вызывающее контракцию, основывается на глубоком перерождении поверхностного слоя, вероятно, на необратимом химическом перерождении всей текоплазмы.

Наблюдая, как быстро наступает присмертная контракция в чистом растворе солей Na, K и т. п., приходишь прежде всего к тому предположению, что она обусловливается проникновением в текоплазму этих катионов. При действии чистых растворов NaCl, KCl и т. д. в головках сувоек обнаруживаются в скором времени вакуоли; они быстро растут, и головки раздуваются: ясный эндосмоз!—очевидно, какое-то вещество проникает внутрь, и по всей вероятности, это соответствующие катионы, увлекающие в определенном количестве воду.

Возможно, что эти катионы вступают в химическое соединение с белками протоплазмы, денатурируют их, вследствие чего поверхностное натяжение между текоплазмой и киноплазмой увеличивается и стебелек сокращается в присмертной контракции. При этой химической реакции жидкое аггрегатное состояние киноплазмы и текоплазмы не изменяется: киноплазма сохраняет способность распадаться на капли, а текоплазма может вакуолизироваться.

В противоположность Na и K чистые растворы хлоридов их антагонистов не только не вызывают разбухания головок, но по большей части их вытягивание и даже сморщивание (особенно заметно при действии Sr и Mg). Здесь, очевидно, происходит экзосмоз—какие-то вещества выводятся из протоплазмы головок; возможно, что это ионы Na и K, которых при этих опытах нет в окружающей среде.

Почему ничтожные доли Ca или Mg задерживают проникновение ионов Na или K в текоплазму? Здесь мы должны вспомнить то, что было сказано выше об адсорбции. Если из двух веществ одно более другого понижает поверхностное натяжение на границе двух жидкостей *A* и *B*, то именно оно адсорбируется на поверхности и может скопиться здесь в большом количестве, хотя бы вокруг находилось в чрезвычайно слабом растворе. Сделаем гипотетическое предположение, что ионы Ca и Mg пони-

жают поверхностное натяжение более, чем ионы Na и K. Тогда нам будет понятным, почему из морской воды, содержащей достаточное количество Ca и Mg, ионы Na и K не могут проникнуть в значительном количестве в протоплазму, поверхность которой занята Ca и Mg. Когда же мы удаляем из окружающего раствора эти «защитные» ионы, то Na и K проникают в протоплазму и вызывают здесь ненормальную необратимую реакцию.

Есть одно важное указание на то, что задерживающее действие катионов Ca и Mg в растворе NaCl и KCl сводится к способности этих катионов понижать поверхностное натяжение, а стало быть,—адсорбироваться преимущественно в сравнении с Na и K и задерживать проникновение последних внутрь протоплазмы. Весьма характерна та кривая, которая показывает зависимость между концентрацией Ca-ионов и их задерживающим действием на растворы NaCl (см. третью серию опытов и рис. 12).

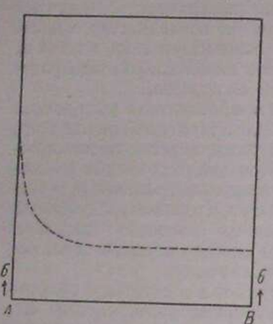



Рис. 13. Кривая, показывающая зависимость поверхностного натяжения от концентрации адсорбируемого вещества в растворе (по Freundlich, Kapillarchemie, стр. 59).

В этой кривой замечается резкое понижение при самых минимальных концентрациях (между 0,0001 и 0,0005 m), а затем переход почти в прямую горизонтальную линию. Эта кривая совпадает с той кривой, которую дает Фрейндлих (Freundlich, Kapillarchemie, p. 59) как типичную для поверхностного натяжения смесей двух веществ (рис. 13). На ординате *A* откладывается поверхностное натяжение (ς) одного вещества, на ординате *B*—другого, а на промежуточных ординатах—величины поверхностного натяжения смесей обоих веществ, последовательные изменения концентрации, которые занесены на абсциссу *AB*. На нашей кривой рис. 12, показывающей задерживающее влияние ионов Ca в 0,5 m NaCl, на абсциссе нанесены m концентрации Ca в исследованных смесях (от 0,0001 до 0,2 m), на ординате *A*—средняя продолжительность жизни Z. alt. в чистых растворах NaCl (=15 мин.), на ординате *B*—соответствующая величина для примеси 0,2 m Ca (=110 мин.), на промежуточных ординатах—соответствующая величина для других исследованных смесей.

Весьма важно отметить, что ничтожная примесь Ca дает уже максимальный результат. Это обстоятельство может быть



истолковано только в таком смысле, что Ca действительно понижает поверхностное натяжение сравнительно с Na согласно закону Гибса (Gibbs): «небольшое количество растворенного вещества может сильно понижать поверхностное натяжение, но не может значительно повышать его» (Freundlich, p. 57).

Итак, мы приходим к тому заключению, что в опытах с растворами электролитов присмертная контракция происходит вследствие проникновения внутрь текоплазмы ионов Na, K, $NH_4$ и т. д., в результате которых текоплазма претерпевает необратимое химическое превращение и поверхностное натяжение между ней и киноплазмой достигает известной величины. Проникновение указанных катионов задерживается, если поверхностный слой адсорбирует из окружающего раствора ионы Ca, Mg и Sr, которые понижают поверхностное натяжение в сравнении с ионами Na, K, $NH_4$.

Кроме проникновения Na, K и пр., могут быть, конечно, и совершенно иные причины необратимого химического превращения текоплазмы, в результате которого является повышение поверхностного натяжения киноплазмы и присмертная контракция: различные способы фиксации, действие сильно гипотонических растворов и т. п.

Распадение киноплазмы на капли, которое может следовать за присмертной контракцией, в основе своей сводится, повидимому, к дальнейшему повышению поверхностного натяжения киноплазмы, которое вызывается каким-то особым химическим процессом на поверхности. Этот процесс задерживается в присутствии анионов, образующих нерастворимые соли с Ca, а также под влиянием примеси к NaCl и KCl таких ничтожных количеств Ca или Mg, которые недостаточны для того, чтобы вызвать задержку присмертной контракции; так же действуют ничтожно малые примеси Ba (0,0001 m) и Hg (0,0000001 m). У меня недостаточно наблюдений для того, чтобы попытаться связать между собой эти факты, но в ближайшем отделе мы увидим, что химическая реакция выпадения нерастворимых солей Ca в текоплазме играет, вероятно, существенную роль в процессе сокращения стебелька, а потому резкое различие между двумя группами анионов представляется до известной степени понятным.

### 3. Влияние ионов Ca и Mg на сократимость стебелька и ресничек

Цифры, приведенные в предыдущем отделе, имели отношение лишь к присмертным или посмертным необратимым реакциям: присмертной контракции и распадению киноплазмы. Мне представлялось весьма важным получить также такого рода цифры, которые характеризовали бы те или иные прижизненные процессы. Оказалось возможным охарактеризовать сократимость стебелька сувоек числом автономных сокращений в минуту. При естественных условиях в морской воде совершенно неповрежденные сувойки сокращаются беспорядочно, преимущественно от внешних раздражений. Иногда в течение долгого времени—много минут подряд—стебельки держатся совершенно вытянутыми; то или иное внешнее раздражение (прикосновение постороннего тела, толчок, струя и т. п.),—стебелек сокращается однократно или несколько раз подряд, иногда в продолжение многих минут, через определенные промежутки—от 1 до 5 и более раз в минуту; затем по миновании раздражающих условий опять наступает спокойствие. Можно поставить сувойку в такие условия, когда на нее будет действовать непрерывно определенный и неизменный источник раздражения,—если, напр., перенести ее из морской воды в изотоничный раствор каких-либо веществ. При этом в некоторых случаях удается вызвать более или менее правильные автономные сокращения стебля, которые продолжаются неизменно до самой смерти, т. е. до распадения киноплазмы на капли; можно считать эти сокращения и при достаточном количестве наблюдений вывести среднее число автономных сокращений в минуту, которое охарактеризует действие данного раствора на сократимость. Путем повторных опытов удается установить связь между этим числом и химическим составом раствора, как будет изложено ниже. В присутствии одних катионов число автономных сокращений в минуту повышается в среднем до 4—5, в присутствии других падает ниже 1. В некоторых случаях стебелек совершенно перестает сокращаться, причем останавливается или в стадии систолы или в стадии диастолы. Интересно, что движения ресничек регулируются совершенно иначе, чем движения стебелька: они теряют свою способность работать особенно легко и остаются совершенно неподвижными в таких растворах, которые вызывают энергичную сократимость стебелька, и, наоборот, непрерывно работать в растворах, в которых автономные сокращения стебелька редки.

Следует заметить, что для получения ясных цифровых результатов необходимо иметь возможность производить наблюдения в данном растворе в продолжение более или менее значительного срока. Первые 5—10 минут приходится тратить на промывку в часовых стеклах; когда сувойки переносятся в последнюю каплю под покровное стекло, надо дать им некоторое время успокоиться, чтобы устранить влияние механических раздражений. Поэтому не удается охарактеризовать цифрами сократимость Zoothamnium в изосмотичных с морской водой растворах NaCl, KCl, $NH_4Cl$, LiCi. Действие этих растворов на сократимость можно описать лишь в общих чертах следующим образом. В первые минуты после перенесения в чистый раствор колонии находятся в состоянии беспорядочного возбуждения: одни сокращаются по многу раз (до 15 в минуту), другие более спокойны. Некоторые колонии из стадий сильного возбуждения—дрожащей систолы—почти незаметно переходят в стадию присмертной контракции; другие успевают предварительно успокоиться и последние минуты перед контракцией проводят на стадии спокойной диастолы. Головки во всех перечисленных растворах с самого начала обыкновенно сокращены, перистом втянут, реснички не работают или же работают только в глотке, где они, повидимому, защищены от непосредственного действия раствора.

$NaNO_3$ действует на сократимость так же, как NaCl, но другие испробованные натровые соли несколько отличаются. В растворе NaF, NaI, $Na_2CO_3$, $Na_2SO_4$ и $Na_3H_5C_6O_7$ стебли очень быстро теряют сократимость и уже с момента наблюдения представляются в неподвижной диастоле, которая более или менее постепенно переходит в присмертную контракцию. Головки в этих растворах иногда остаются вытянутыми и наполовину или даже совсем открытыми. Реснички на открытых головках могут быть выставлены, но совершенно неподвижны. В особенности эффектно в этом отношении действие $Na_2SO_4$: ствол и все ветви вытянуты, все головки удлиненные, все открыты и с выставленными ресничками—полное расслабление, соответствующее, повидимому, минимальному поверхностному натяжению, и полное отсутствие всяких движений. Конечно, ни кокаин, ни какое иное из известных мне наркотических веществ не останавливают в такой степени подвижность Zooth. alternans, как 0,4 m $Na_2SO_4$. Эта остановка движений прочная,—я фиксировал таких Zoothamnium сулемой и получал с полной определенностью идеальные препараты.

В отличие от описанных случаев в растворах $MgCl_2$ и $CaCl_2$, а также в растворах NaCl и KCl в присутствии Mg и Ca удается установить правильную автономную сократимость Zoothamnium alternans, причем магнезиальный тип сократимости резко отличается от типа кальцийного. Необходимые для характеристики сократимости числа я получил таким образом. Я старался разместить под покровным стеклом взятые для

эксперимента колонии таким образом, чтобы они поместились в 2—3 поля зрения группами по 2—5. Имея в поле зрения микроскопа до 5 колоний, можно с часами в руках считать число сокращений каждой из них и записывать эти числа каждую минуту. Зарегистрировав в течение нескольких минут характер сократимости одной группы, я переходил к другой, к третьей и затем опять возвращался к первой группе. Таким образом, в благоприятном случае в течение часа удавалось собрать до 20 минутных наблюдений по отношению к каждой колонии и притом в разные периоды ее жизни при искусственно измененных условиях. Имея до 100 и даже более таких цифр, каждая из которых означала число автономных сокращений какой-либо особи в минуту, я мог вывести уже среднюю цифру минутных сокращений, характерную для данного раствора.

### Опыт 19

22. VII. 10. 10 ч. 30 мин. утра. Несколько колоний положены в 0,5 m $NaCl+0,01$ m $CaCl_2$. Детальные наблюдения сократимости производились над восемью колониями *B, C, D, E, F, G, H, I*. В начале опыта колонии находятся преимущественно на стадии систолы, едва начинают расправляться и снова сокращаются. Спустя некоторое время большинство колоний расправляется до полной диастолы, что не мешает им энергично сокращаться по 5 и более раз в минуту, но отдельные колонии, сокращающиеся особенно часто, так и не доходят до полной диастолы. Головки по большей части сокращены с втянутыми перистомами и ресничками, которые обыкновенно работают только в глотке и лишь короткое время после начала опыта.

**Наблюдение числа сокращений в 1 минуту**

| | 10 ч. 50 м. | 51 м. | 52 м. | 53 м. | 54 м. | 55 м. | 56 м. | 57 м. | 58 м. | 59 м. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *C* . . | 4 | 3 | 3 | 9 | 2 | 3 | 4 | 7 | 3 | 2 |
| *E* . . | 8 | 6 | 8 | 9 | 8 | 9 | 8 | 7 | 6 | 4 |
| *D* . . | 10 | 9 | 9 | 9 | 6 | 9 | 10 | 7 | 4 | 7 |
| *F* . . | 5 | 6 | 5 | 9 | 4 | 5 | 9 | 6 | 4 | 5 |

| | 11 ч. 0 м. | 01 м. | 02 м. | 03 м. | 04 м. | 05 м. | 06 м. | 07 м. | 08 м. | 09 м. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *E* . . | 7 | 4 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | 3 | 3 | 4 |
| *F* . . | 5 | 4 | 5 | 4 | 9 | 3 | 6 | 4 | 4 | 8 |
| *G* . . | 12 | 9 | 8 | 9 | 15 | 10 | 8 | 9 | 7 | 10 |
| *H* . | 7 | 6 | 6 | 6 | 7 | 9 | 8 | 4 | 7 | 6 |

11 ч. 18 м. *I*: 5.5.7.4.4.

| | 11 ч. 25 м. | 26 м. | 27 м. | 28 м. | 29 м. |
|---|---|---|---|---|---|
| *B* . . . . . . . . . . . . . . . . | 6 | 3 | 7 | 6 | 4 |
| *C* . . . . . . . . . . . . . . . . | 5 | 2 | 4 | 5 | 6 |
| *E* . . . . . . . . . . . . . . . . | 3 | 2 | 5 | 1 | 3 |

11 ч. 45 м. *B* в контракции. 11 ч. 50 м. *B*+

| | 11 ч. 51 м. | 52 м. | 53 м. | 54 м. | 55 м. | 56 м. | 57 м. | 58 м. | 59 м. | 60 м |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *C* . . . | 1 | 4 | 4 | 0 | 2 | 1 | 0 | 3 | 2 | 1 |
| *E* . . . | 3 | 5 | 5 | 4 | 5 | 4 | 2 | 1 | 1 | 3 |
| *F* . . . | 4 | 4 | 4 | 3 | 9 | 6 | 3 | 7 | 2 | 3 |
| *G* . . . | 5 | 3 | 8 | 7 | 8 | 10 | 5 | 5 | 6 | 9 |
| *H* . . . | 10 | 15 | 9 теряет много головок и +. | | | | | | | |



12 ч. 01 *D* в контракции. 12 ч. 05 м. *D* +

| | 12 ч. 02 м. | 03 м. | 04 м. | 05 м. | 06 м. | 07 м. | 08 м. | 09 м. | 10 м. | 11 м. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *F* . . . | 5 | 3 | 5 | 4 | 5 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 |
| *G* . . . | 7 | 6 | 5 | 6 | 5 | 5 | 8 | 9 | 6 | 5 |
| *E* . . . | 4 | 0 | 3 | 2 | 1 | 5 | 4 | 1 | 1 | 2 |
| *C* . . . | 6 | 3 | 5 | 0 | 4 | 3 | 3 | 4 | 3 | 0 |

12 ч. 15 мин. *E*: 3.2.2.0 . . . . . . . 0.2.4
*G*: 9.6.7.7. . . . . . . . 4.9.6;

12 ч. 30 мин. *F*+. 12 ч. 33 мин. *E*+. 12 ч. 37 мин. *C*+. 12 ч. 38 м. *G*+.

Общие итоги этого опыта могут быть сведены в следующую таблицу

| | Число минутных наблюдений | Число сосчитанных сокращений | Среднее число сокращений в мин. |
|---|---|---|---|
| *B* . . . . . . . | 5 | 26 | 5,2 |
| *C* . . . . . . . | 35 | 111 | 3,2 |
| *D* . . . . . . . | 10 | 80 | 8,0 |
| *E* . . . . . . . | 52 | 199 | 3,8 |
| *F* . . . . . . . | 40 | 188 | 4,7 |
| *G* . . . . . . . | 37 | 272 | 7,3 |
| *H* . . . . . . . | 13 | 100 | 7,7 |
| *I* . . . . . . . | 5 | 25 | 5,0 |
| Среднее . . | | | 5,5 |

### Опыт 41

16. VII. 10. 10 часов утра. Несколько колоний Z. alternans перенесены в 0,5 m $KCl+0,1$ m $MgCl_2(+H_2O)$. Наблюдения производились над восемью колониями. Стебли у всех держатся преимущественно в спокойном вытянутом состоянии, изредка сокращаются и немедленно снова выпрямляются до полной диастолы. Головки вытянуты, сжаты, открыты, реснички по большей части выставлены и во многих случаях (в особенности в аборальных кольцах крупных, предназначенных к освобождению головок) энергично работают. Записаны следующие числа сокращений ствола в минуту по отношению к каждой из исследованных колоний (перерывы наблюдений обозначены многоточиями).

*A*: 1.2.0.1.1.3.0.3.1.0 . . . 1.1.0.1.2.3.0.2.1.0 . . +11 ч. 40 м.
*B*: 2.0.1.1.1.1.3.1.2.0 . . . 0.1.0.1.1.0.0.2.2.0 . .
1.0.0.0.0.0 . . . . . . . . . . . . . . . . . . +12 ч. 15 м.
*C*: 0.0.1.0.1.0.0.0.0.0 . . . 1.1.0.0.1.0.0.1.0.0 . .
0.0.0.0.0.0.0 . . . . . . . . . . . . . . . . . +12 ч. 30 м.
*D*: 3.0.1.0.2.0.1.1.0.0.2.1 . . 0.2.0.1.0 . . 0.0.0... +11 ч. 30 м.
*E*: 1.0.1.0.0.3.2.0.0.0.0.0 . . . 0.3.1.0.0... 0.0....
0.0.0.0.0.0.0.0.0.0.0 . . . . . . . . . . . . . . +11 ч. 55 м.
*F*: 2.0.1.1.0.0.4.3.2.1.0.6... 1.0.2.0.0.0.1.1.0.3...
0.0.0.7.0.3.1.0.0.0 . . . 0.1.0.0.1 . . . . . . . .
*G*: 1.0.0.1.0.0.0.0.0.1.0.1... 0.4.0.5.0.0.4.3.1.3...
0.2.1.0.1.0.0.0.0.0....0.0.0.0 . . . . . . . . . . +12 ч. 10 м.
*H*: 1.0.0.1.0.0.0.0.0.1.0.1 . . . 0.4.10.10.10.10.7.7.
3.3...0.1.0.0.0.0.0.0.0...0.0.0.0 . . . . . . . +12 ч. 45 м.

Обращает на себя внимание ряд цифр, определяющих сократимость колоний *H*. Среди однообразно низких цифр 0 и 1 внезапно появляются высокие цифры 4, 10, 10 и т. д. Очевидно, что колония подверглась какому-то случайному внешнему раздражению, которое подействовало здесь так же, как и при нормальных условиях—в морской воде. Если мы хотим составить себе более верную картину автономной сократимости, то при вычислении среднего эти крупные цифры должны будем выкинуть.

Общие итоги этого опыта могут быть сведены в следующую таблицу.

| | Число минутных наблюдений | Число сосчитанных сокращений | Среднее число сокращений в минуту |
|---|---|---|---|
| *A* | 20 | 23 | 1,1 |
| *B* | 26 | 20 | 0,8 |
| *C* | 26 | 6 | 0,2 |
| *D* | 14 | 11 | 0,8 |
| *E* | 29 | 11 | 0,4 |
| *F* | 37 | 41 | 1,1 |
| *G* | 37 | 72 | 1,9 |
| *H* | 37 (или 28) | 72 (или 5) | 1,9 (или 0,2) |
| | 226 (или 217) | 210 (или 143) | 0,9 (или 0,65) |

После того как на двух примерах я показал подробно, каким образом мной получены средние цифры, иллюстрирующие автономную сократимость в данном растворе, я собираю наиболее точные из полученных мной результатов в двух таблицах.

**Влияние Ca на сократимость**

| № опыта | Дата | Раствор | Число особей | Средняя прод. жизни до контракции | Число минутных наблюдений | Число сосчитанных сокращений | Среднее число сокращений в минуту |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 15 | 22.VII.10 | NaCl+0,1 m $CaCl_2$ . | 8 | 107 мин. | 138 | 508 | 3,7 |
| 20 | 22.VII.10 | NaCl+0,01 m $CaCl_2$ . | 8 | 88 » | 197 | 1 001 | 5,1 |
| 21 | 23.VII.10 | NaCl+0,001 m $CaCl_2$ . | 8 | 80 » | 119 | 206 | 1,7 |
| 38 | 16.VII.10 | KCl + 0,1 m $CaCl_2$ . | 8 | >127 » | 157 | 406 | 2,6 |
| 29 | 15.VII.10 | KCl + 0,01 m $CaCl_2$ . | 6 | 127 » | 155 | 141 | 2,9 |
| | | | | | Среднее | | 3,2 |



**Влияние Mg на сократимость**

| № опыта | Дата | Раствор | Число особей | Средняя продолжит. жизни до контракции | Число минутных наблюдений | Число сосчитанных сокращений | Среднее число сокращений в минуту |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 24 | 26.VII.10 | NaCl+0,1 $MgCl_2$ . . . | 9 | 94 мин. | 111 | 97 | 0,9 |
| 26 | 12.VII.10 | NaCl+0,01 $MgCl_2$ . . . | 6 | 230 » | 62 | 14 | 0,2 |
| 41 | 16.VII.10 | KCl + 0,1 $MgCl_2$ . . . | 8 | 121 » | 226 | 210 | 0,9 |
| 42 | 15.VII.10 | KCl + 0,01 $MgCl_2$ . . . | 7 | 57 » | 93 | 23 | 0,2 |
| | | | | | Среднее . | | 0,5 |

Подводя итоги нашим опытам, мы можем таким образом охарактеризовать кальцийный и магнезиальный типы сократимости. В чистом растворе $CaCl_2$[1] или в растворе NaCl, соотв. KCl с примесью Ca стволы колоний приходят сначала в состояние тетанической систолы с большим числом сокращений в минуту. Спустя некоторое время наступает некоторое успокоение, и в промежутках между сокращениями у многих колоний наблюдается уже полная диастола, однако сокращения остаются частыми—в среднем 3,2 раза в минуту. Автономная сократимость обыкновенно не убывает в своей интенсивности до самой присмертной контракции, в которую стебель переходит иногда непосредственно со стадии тетанической систолы. Головки находятся с самого начала на стадии сокращения со втянутыми дисками. Если и замечается иногда мерцательное движение, то исключительно в глотке: перистомальные и аборальные реснички не работают.

В чистом растворе $MgCl_2$ или в растворе NaCl, соотв. KCl с примесью Mg стволы коло-

[1] У меня нет достаточного количества наблюдений для того, чтобы вывести среднее число сокращений в мин. в чистых растворах $CaCl_2$ и $MgCl_2$, но имеющиеся цифры и наблюдения вполне совпадают с более подробно изученными опытами, где Ca(Mg) являются лишь примесью к NaCl или KCl.

ний с самого начала или после небольшого периода возбуждения держатся преимущественно на стадии спокойной диастолы. Автономная сократимость в сравнении с кальцийной незначительна (в среднем 1 раз в две минуты). Головки после короткого первоначального периода возбуждения вытягиваются и даже несколько сжимаются в связи с экзосмозом; диск и перистом выворачиваются, реснички выставлены и работают.

Отличия между кальцийным и магнезиальным типами сократимости настолько очевидны, что обыкновенно не представляется затруднительным по характеру сократимости определить, находятся ли сувойки в $MgCl_2$ или в $CaCl_2$; таким путем можно различать слабые (0,01 m и менее) примеси Ca и Mg к NaCl. Мы увидим в следующем отделе, что этой реакцией можно действительно воспользоваться для химического анализа поваренной соли.

Чем объяснить различие в действии Mg и Ca на сократимость? Здесь нам придется, конечно, вернуться к нашей рабочей гипотезе.

Мы приняли, что Ca и Mg, адсорбируясь поверхностью киноплазмы, уменьшают поверхностное натяжение ее и ведут к расслаблению, т. е. вытягиванию стебелька. Каким же образом может теперь произойти сокращение? Путем извлечения Ca (соотв. Mg) из поверхности, напр., при вступлении в какое-либо недиссоциирующее или нерастворимое химическое соединение. В растворе, содержащем Ca, стебелек выпрямляется потому, что на поверхности киноплазмы адсорбируется этот ион. Но в киноплазме или (что вероятнее) в текоплазме происходят какие-то химические процессы, в связи с которыми спустя некоторый определенный подготовительный период Ca извлекается с поверхности киноплазмы, поверхностное натяжение последней увеличивается и стебелек сокращается. Немедленно из окружающего раствора ионы Ca поступают в текоплазму, адсорбируются на поверхности киноплазмы,—стебелек выпрямляется, более или менее быстро в зависимости от быстроты проникновения Ca. В это время в текоплазме снова происходят те подготовительные химические процессы, которые, дойдя до известной степени интенсивности, снова, путем извлечения свободных ионов Ca с поверхности киноплазмы, вызывают повышение поверхностного натяжения и сокращение стебелька.

В растворе, который содержит только Ca и Cl или сверх того еще Na (соотв. K), химические реакции в текоплазме, подготовляющие извлечение Ca с поверхности киноплазмы, происходят непрерывно и быстро: едва стебелек начинает расправляться вследствие адсорбции Ca из окружающей среды, как тотчас же Ca извлекается текоплазмой. При таких условиях стебелек остается в стадии «тетанической систолы», вздрагивая по 5—12 и более раз в минуту, как это особенно часто наблюдается в 0,4 m $CaCl_2$. То обстоятельство, что в морской воде такой автоматической сократимости не наблюдается, повидимому, обусловливается наличностью других ионов, которые, очевидно, замедляют химические реакции в текоплазме, подготовляющие извлечение Ca. Мне кажется интересным и возможным поставить такие эксперименты, которые выяснили бы роль в этом процессе аниона $SO_4$, так удивительно приостанавливающего всякую подвижность Zoothamnium в растворе $Na_2SO_4$. Естественно ожидать, что присутствие ничтожных количеств этого аниона, удерживающихся в растворе одновременно с Ca, приостановит автоматическую сократимость, и при этом стебелек будет сокращаться лишь в ответ на «раздражения», которые, очевидно, и при нормальных условиях в морской воде каким-то образом вызывают в текоплазме химические реакции, ведущие к извлечению Ca.



Уже на основании экспериментов, описанных в предыдущем параграфе, мы пришли к заключению, что Mg адсорбируется и понижает поверхностное натяжение приблизительно так же, как Ca. За это говорит также ясная наклонность стебелька к диастоле в растворах $MgCl_2$. Но раз мы допустим, что сокращение стебелька обусловливается химической реакцией, извлекающей из раствора тот ион, адсорбция которого понижает поверхностное натяжение киноплазмы, то нам станет ясным, что при замене кальция магнием автономная сократимость должна резко измениться. В текоплазме у Z. alternans, очевидно, возможна и такая химическая реакция, которая подготовляет извлечение Mg с поверхности киноплазмы; только эта реакция протекает значительно медленнее, чем соответствующая реакция с Ca, а потому автономная сократимость в опытах с Mg измеряется числом 0,5 вместо среднего для опытов с Ca—3,2 раза в минуту.

Обращает на себя внимание специфическое значение Mg для движения ресничек, которое останавливается, если Mg заменим кальцием. Я не могу дать картину механизма, лежащего в основе строения реснички Zoothamnium alternans; я знаю только, что ресница состоит здесь из твердого скелетного волокна и жидкой протоплазмы, которая его облекает и в гипотонических растворах вздувается в шаровидную каплю; различия между двумя сортами жидкой протоплазмы, соответствующими киноплазме и текоплазме, равно как вероятного с теоретической стороны осложнения в скелете, я по мелкости объекта подме-

тить не мог. По аналогии со стебельком можно, однако, допустить, что и здесь выпрямление реснички происходит при повышении поверхностного натяжения протоплазмы под влиянием адсорбции Ca или Mg, а для сокращения, «биения» реснички требуется извлечение соответствующего иона с поверхности. И вот в этой последней химической реакции и обнаруживается разница между ресничкой и стебельком; в текоплазме стебелька, благодаря, конечно, ее определенному химическому составу, происходит преимущественно реакция извлечения Ca, а протоплазма реснички способна извлекать только Mg, и в присутствии одного Ca реснички остаются неподвижными [1].

Если каждое сокращение стебелька обусловливается образованием нерастворимого или недиссоциирующегося соединения Ca, а каждое биение реснички—образованием такого же соединения Mg, то в результате в протоплазме сувойки должны были бы возникать скопления нерастворимых соединений. И мы видим, что они действительно нередко образуются. В протоплазме сувоек, парамециев, стилонихий и многочисленных других инфузорий часто замечаются обильные отложения так наз. «экскреторных» кристаллов, которые некоторыми исследователями определяются как кристаллы щавелевокислого или фосфорнокислого кальция, а иногда и магния. Происхождение

[1] Можно признать вместе с Ж. Лебом и согласно с развитыми выше соображениями, что в основе мускульной сократимости у многоклеточных животных лежит та же по существу смена ионов, как в нашем случае у сувойки. В деталях, конечно, можно ожидать различия, и прежде всего казалось бы вероятным, что существуют такие мышцы, сократимость которых определяется только передвижением ионов Ca, а не Mg; ведь гораздо больше нерастворимых солей Ca, чем Mg! Я думаю, что именно этим обстоятельством объясняется давно известное анестезирующее действие магнезиальных солей: магний адсорбируется поверхностью сократимой протоплазмы, мышцы расслабляются и перестают сокращаться, так как Mg не может быть извлечен с поверхности. Обыкновенно для анестезирования морских животных предлагается прибавлять понемногу небольшое количество раствора магнезиальной соли, при этом Mg понемногу замещает Ca на поверхности, а потому постепенно прекращает сократимость. Находя такую постепенность с теоретической точки зрения излишней, я решил сразу переносить животных в изосмотичный с морской водой раствор $MgCl_2$ или $MgSO_4$. Успех превзошел мои ожидания. Актинии, кораллы, медузы, мшанки, немертины и некоторые другие животные теряли совершенно сократимость и легко фиксировались после кратковременного пребывания в растворе. Я передал этот метод для детальной разработки Т. Е. Тимофееву, который применил его к фиксации самых разнообразных форм, внося те или иные видоизменения в различных случаях. Результаты опытов Т. Е. Тимофеева будут опубликованы в Отчете русской зоологической лаборатории в Виллафранке за 1910 г. Здесь я подчеркиваю лишь то обстоятельство, что я обратился к этому методу непосредственно после того, как рядом опытов выяснил, что Mg, вызывая расслабление стебелька сувойки, ослабляет автономную сократимость в сравнении с Ca.



этих кристаллов до сих пор оставалось загадочным,—их считали обыкновенно за какие-то продукты обмена веществ.

Повидимому, эти кристаллы могут при известных обстоятельствах удаляться из клетки; особи одного и того же вида то бывают переполнены кристаллами, то совершенно свободны от них. Ввиду того, что отложения нерастворимых солей кальция в различных тканях играют очень важную роль в физиологии и патологии человеческого организма, было бы очень любопытно проследить детальную связь экскреторных кристаллов инфузории с их сократимостью, а также условия скопления и исчезновения их.

### 4. Вопрос о «физиологическом» растворе и анализ поваренной соли по биологическому методу

Химизм сократимости стебелька сувойки, конечно, не может считаться окончательно выясненным в пределах, доступных для эксперимента, до тех пор, пока не будет прослежена роль каждой из остальных частей морской воды, пока не будет выработан рецепт «физиологического» раствора, в котором сокращение происходит совершенно нормально и пребывание в котором не ведет к присмертной контракции.

Следует выяснить, какие из составных частей морской воды могут быть удалены без вреда для сократимости сувоек и какое влияние на сократимость имеет удаление необходимых для жизни сувойки ионов. Словом, еще предстоит по отношению к Zoothamnium проделать ту работу, которую мы имеем в классическом труде К. Гербста для развивающегося яйца морского ежа. Я имею в виду сделать это по отношению к пресноводным инфузориям, для которых придется разработать особые методы исследования, а потому считаю возможным опубликовать полученные до сих пор над морскими формами результаты, не дожидаясь выяснения вопроса о «физиологическом» растворе.

Из всех экспериментов, которые были изложены выше, ясно, что необходимыми составными частями такого физиологического раствора являются Ca и Mg; в растворах их хлоридов Zoothamnium alternans выживает очень долгое время, но в отсутствии Ca слабо сокращается стебелек, в отсутствии Mg не мерцают реснички. Для $SO_4$ мы предложили (гадательно) также определенную функцию—задерживание чрезмерной сократимости в $CaCl_2$. Играет ли какую-либо роль в сократимости Na и K? Может ли Cl беспрепятственно быть заменен посредством $NO_3$? Какова роль $CO_2$, O? и т. д. Все эти вопросы подлежат окончательной проверке новыми экспериментами.

Ввиду того что многие виды сувоек живут одинаково в морской и пресной воде, представляется весьма вероятным,

что можно действительно составить для жизни сувоек такой «физиологический» раствор, в котором главную роль будут играть катионы Са и Mg, а катионы Na и K будут отсутствовать или будут примешаны в ничтожном сравнительно с Са и Mg количестве. Но приготовление такого раствора не устранит другого вопроса: какие ионы и в каком количестве должны быть примешаны к 0,5 m раствору NaCl для того, чтобы полученная таким образом искусственная морская вода была пригодна для жизни и сократимости Z. alternans. Мы видели, что прибавка Са или Mg только задерживает, но не устраняет умирание сувойки. Очевидно, необходима та или иная комбинация ионов, которая «защитила бы» (выражение Ж. Лёба) протоплазму от вредного действия NaCl.

Это будет второй «физиологический» раствор для сувоек, который по своему составу будет так же резко отличаться от того «физиологического» раствора, о котором шла речь выше, как морская вода отличается от пресной не только по осмотическому давлению, но и по солевому составу.

По отношению к человеческой крови и тканям большинство физиологов, конечно, хорошо знает, что изосмотичный с кровью 0,9% раствор NaCl не является «физиологическим» и, чтобы приблизить этот раствор к физиологическому, необходимо прибавить небольшие дозы Са, K, а может быть и других ионов (раствор Рингера). Несмотря на то, что этот факт достаточно прочно установлен, врачи до сих пор вводят в сосуды живого человека иногда громадные количества якобы «физиологического» раствора NaCl. К счастью, вредные последствия от таких операций ослабляются до известной степени тем, что обыкновенно (однако, не всегда и чаще не по предписанию врача, а может быть даже вопреки категорическому предписанию) вместо NaCl берется «поваренная соль», которая даже в очищенном виде содержит всегда примесь Mg, Са, $SO_4$ и т. д. Имея в Z. alternans объект весьма чувствительный по отношению к солевому составу окружающего раствора, я решил испытать физиологическое действие различных сортов поваренной соли, и вместе с тем применить полученные мной в предыдущих опытах данные к химическому анализу поваренной соли, если не к количественному, то по крайней мере к качественному.

Я испробовал физиологическое действие 3% раствора следующих восьми сортов соли, которые получил частью на месте (опыты были поставлены на виллафранкской зоологической станции), частью выписал из Киссингена и Москвы.

*A*. Французская столовая белая соль—Виллафранка.

*B*. Французская кухонная серая соль—Sel gros от Felix Potin—Ницца.

*C*. Немецкая столовая белая соль из Киссингена.



*D*. Немецкая кухонная крупнокристаллическая слегка отсыревшая соль из Киссингена.

*E*. Немецкая кухонная крупнокристаллическая серая сухая соль из Киссингена.

*F*. Русская столовая соль от Р. Келлера (с надписью «хлористый натрий») из Москвы.

*G*. Русская серая крупнокристаллическая кухонная соль из Москвы.

*H*. Патентованная столовая соль Sel Cerebos парижской фабрики.

Уже первые две испробованных мной соли, употребляющихся в Ницце и ее окрестностях, оказались существенно различными. Очищенная столовая совершенно сухая и белая соль оказалась по физиологическому влиянию действительно весьма близкой к химически чистому NaCl, более близкой, чем какой-либо другой из бывших в моем распоряжении сортов поваренной соли. Перенесенные в 3% раствор этой соли после тщательной промывки 8 экземпляров уже через 10—12 минут растеряли головки и перешли на стадию присмертной контракции, как это обыкновенно в растворе химически чистого NaCl. Однако стадия присмертной контракции несколько затянулась и продолжалась у разных экземпляров от 5 до 30 минут, так что распадение всей киноплазмы на капли было отмечено через 16.17.17. 17.17.21.42.42, в среднем через 23,5 мин. Некоторое растяжение периода присмертной контракции, может быть, показывает примесь Са, но во всяком случае в ничтожном количестве, около 0,0001 m (см. опыт № 23); если же растяжение присмертной контракции вызывается примесью Mg, то в размере менее 0,001 m (см. опыт № 27), так как в столь слабых растворах $MgCl_2$ мерцания ресничек, как и в растворе нашей соли *A*, не замечается.

В 3% растворе кухонной соли (Sel gros *B*), которая продается в форме крупных кристаллов в 3—5 мм в поперечнике, сувойки живут долее. В течение первых 20 минут головки у всех шести колоний целы, вытянуты, хотя и закрыты, реснички не бьются. Стволы по большей части на стадии диастолы, но часто сокращаются; у одной колонии тетанически дрожащая систола. При 34 минутных наблюдениях у разных колоний насчитано 114 сокращений, в среднем 3,3 сокращения в минуту. До начала присмертной контракции прошло 22.30.30.32.45.45= в среднем 34 мин.; продолжительность присмертной контракции от 8 до 70 мин., до полного распадения киноплазмы на капли 32.38.44.47.90.115 мин. = в среднем 61 мин.

Цифра автономной сократимости (3,3 раза в мин.) показывает на присутствие Са, но продолжительность жизни до распадения на капли несколько ниже, чем в большинстве моих опытов с растворами NaCl+Са. В особенности обращает на

себя внимание удлинение периода присмертной контракции (в среднем 27 мин.), что свидетельствует о недостаточной примеси Са. Поскольку можно полагаться на опыты, собранные в таблице, вероятная примесь $CaCl_2$ в нашем 3% растворе поваренной соли *B* лежит между 0,0001 m и 0,0005 m. Указаний на примесь Mg ни в темпе автономной сократимости, ни в биении ресничек нет.

В поваренной соли *C*, присланной из Киссингена, несомненно содержится магний, что сказывается в работе ресничек, которая наблюдается даже спустя 3 часа после начала опыта! В 3% растворе этой соли после короткого периода возбуждения, когда у большинства экземпляров стволы находятся на стадии тетанической систолы, с 8—18 дрожаниями в минуту, наступает успокоение, и большинство экземпляров держится преимущественно на стадии диастолы, сокращаясь около 1,5 раза в минуту. Эта цифра все-таки слишком высока для чистого магнезиального типа и дает повод думать, что здесь кроме Mg примешан тоже и Са. Впрочем уже значительная продолжительность жизни до распадения на капли показывает, что наш раствор сложный, ближе к «физиологическому», чем смесь $MgCl_2$ и NaCl. У шести экземпляров киноплазма распалась через 130.160.190.240.260.260 = в среднем через 207 мин., а седьмой экземпляр еще через 300 мин. был жив и сокращался. Я считаю вероятным, что кроме Na, Mg, Са и Cl в этом растворе были и другие ионы ($SO_4$?). Примесь Mg не менее 0,01 m, примесь Са не менее 0,001 m (более слабые растворы Са неясно обнаруживают кальцийный тип сократимости).

Соль *D*, также из Киссингена, резко отличается по своему внешнему виду от соли *C*. Это кухонная крупнокристаллическая соль сероватого цвета и слегка отсыревшая, что свидетельствует о присутствии $MgCl_2$. Но по физиологическим свойствам она весьма близка к соли *C*. Реснички у всех особей работают в продолжение долгого времени; у одной колонии мерцательное движение заметно еще через 200 минут. Стебелек сокращается несколько спокойнее, чем в соли *C*, но все-таки автономная сократимость выше, чем в чистом магнезиальном типе; 1—2 сокращения в минуту,—вероятно, имеется примесь Са. Как и в соли *C*, здесь есть основания предполагать более сложный ионный состав раствора, приближающий раствор к физиологическому; из шести экземпляров два прожили до распадения киноплазмы 50 и 75 мин., а остальные и через 200 мин. (когда пришлось прекратить опыт) имели хороший вид, некоторые еще работают ресничками и сокращаются, хотя и потеряли по несколько головок.

«Кухонная» соль *E*, также из Киссингена, по внешнему виду похожа на соль *D*, только суше. Физиологическая же разница весьма любопытна: Zoothamnium alternans в 3% растворе этой соли перестает работать перистомальными ресничками,—значит, в растворе или вовсе нет Mg, или содержание его ниже 0,001 m, так как в столь слабых растворах Mg мерцательное движение у Z. alternans прекращается. Однако бедность раствора магнием не влияет на продолжительность жизни. Все колонии (их было 8), за исключением одной умершей ранее, умерли с распадением киноплазмы через 160 минут, после того как покровное стекло было случайно сдвинуто; без этого случая колонии, может быть, жили бы дольше. Из всех испробованных сортов эта соль *E* всего более похожа по своему физиологическому действию на смесь NaCl и $CaCl_2$ (не менее 0,01 m); автономная сократимость весьма значительна и измеряется цифрой 3,7, причем все колонии равномерно сократимы.

Из двух сортов поваренной соли, присланных мне из Москвы, крупнокристаллическая сухая кухонная соль *F* оказалась более чистой, чем столовая соль Р. Келлера *G*. В соли *F* сувойки погибли быстро—через 20.20.24.29.30.30.40.55 = в среднем 31 минуте. Все головки с самого начала закрыты, реснички не движутся, значит, Mg отсутствует или почти отсутствует. Несколько стволов замечено в дрожащем состоянии, но, повидимому, это последние сокращения, которые наблюдались и в химически чистом NaCl. Некоторое удлинение периода до отмирания должно быть, повидимому, отнесено на примеси Са в пределах между 0,0001 m и 0,0005 m или Mg—ниже 0,001 m.

Столовая соль Р. Келлера продается в коробках с надписью «хлористый натр». Не подлежит, однако, никакому сомнению, что это далеко не химически чистый препарат, а сложная смесь, в состав которой входят магний и, вероятно, также Са и другие ионы; 3% раствор этой соли *F* является недурным физиологическим раствором по отношению к сувойкам: из семи колоний пять умерли с распадением киноплазмы почти одновременно через 260—265 минут, а две, хотя облысевшие, сокращались еще через 380 минут. Сократимость—1,1 раза в минуту—может быть признана скорее всего кальцийной сократимостью, ослабленной вследствие присутствия других ионов. Наличность Mg не подлежит сомнению, так как реснички работают очень хорошо: отмечено мерцательное движение еще через три часа пребывания в растворе. Таким образом келлеровская соль весьма похожа на киссингенские соли *C* и *D*, не уступая им в качестве «физиологического раствора для сувоек».

Из всех испробованных мной сортов поваренной соли всего ближе к понятию «физиологического раствора для сувоек» подходит парижская патентованная соль Sel Cerebos, которую можно встретить в продаже и в Германии и в России. Эта соль, судя по описанию, готовится искусственно, причем к обыкновен-

ной французской поваренной соли, которая, как мы видели, близка к чистому NaCl, прибавляется зола растений. При растворении этой соли в воде получается осадок, который для опытов приходится отфильтровывать. В сосуде, наполненном 3% раствором этой соли, Z. alternans может прожить сутки. Под покровным стеклом 4 экземпляра в моем опыте жили 315.340.400.400 = в среднем 364 минуты, причем контракция начиналась всего за 10—15 минут до распадения киноплазмы, а первые головки отпали через 115.115.280.280 = в среднем 147 минут. Присутствие Mg несомненно, реснички работали хорошо, и биение их отмечено еще через 235 мин. Было сделано 314 минутных наблюдений и насчитано 423 колебания—в среднем 1,4 колебания в минуту, что соответствует кальцийному типу, затушеванному по нашей гипотезе наличностью других ионов. Итоги нашего анализа могут быть сведены в следующую таблицу.

| № | Происхождение препарата | Дата опыта | Число колоний | Мерцат. движения | Продолжительность жизни до распределения киноплазмы | Число сокращений в мин. | Вероятные примеси в 3 % растворе соли |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *A* | Ницца | 17.VII | 8 | — | 23,5 | — | Ca около 0,0001 m (или Mg 0,001 m) |
| *B* | » | 21.VII | 6 | — | 61 | 3,3 | Ca между 0,0001 m и 0,0005 m |
| *C* | Киссинген | 28.VII | 7 | + | >207 | 1,5 | Mg не менее 0,01 m Ca не менее 0,001 m; вероятны другие ионы ($SO_4$) |
| *D* | » | 28.VII | 6 | + | 50.75 и >200 | 1,2 | |
| *E* | » | 29.VII | 7 | — | 160 | 3,7 | Ca не менее 0,001 m |
| *F* | Москва | 31.VII | 8 | — | 31 | — | Ca между 0,0001 m и 0,0005 m |
| *G* | » | 3.VII | 7 | + | 265 и более | 1,1 | Как *C* и *D* |
| *H* | Sel Cerebos | 18.VII | 9 | + | 364 | 1,4 | Как *C*, *D* и *G* |

Я предполагал проверить выводы, помещенные в последней графе этой таблицы, при помощи химического анализа. Но при тех небольших количествах каждого испробованного сорта соли, которые находились в моем распоряжении, это оказалось затруднительным. Отличие ничтожных количеств Mg и Ca—дело очень нелегкое. Поэтому, посоветовавшись с химиками, я был вынужден отказаться от этой проверки.

Но если вследствие отсутствия проверки вопрос о точности химического анализа поваренной соли при помощи моего метода может казаться спорным, пригодность этого метода для физиологического анализа не подлежит сомнению. Вышеприведенные опыты показывают достаточно наглядно, что различные



сорта поваренной соли совершенно различно действуют на живую клетку: в растворе одной соли сувойки живут менее получаса, в другой—больше шести часов; в одном случае мерцательные реснички, коснувшись поваренной соли, немедленно теряют способность работать, в другом—мерцают часами. Рассмотренные сорта можно разделить на две группы: к первой относятся соли, раствор которых близок к «физиологическому» для сувоек и в которых, вероятно, кроме достаточного количества Mg и Ca имеются другие ионы (*C*, *D*, *G* и *H*). Ко второй группе принадлежат остальные четыре сорта (*A*, *B*, *E* и *F*), останавливающие работу ресничек, бедные Mg или лишенные его; в этой второй группе имеются соли с достаточным количеством Ca (сорт *F*) или бедные им, даже только со следами Ca, как соль *A*, близкая к химически чистому NaCl.

Различие сортов поваренной соли зависит как от места нахождения ее, так и от способа очистки. Магний, наличность которого так важна с физиологической точки зрения, стараются удалить для того, чтобы соль не сырела, а потому при очистке часто портят ценные достоинства неочищенной соли.

Конечно, мы не имеем права распространять полученные для сувоек данные на другие клетки, напр., на клетки человека. Возможно, что Mg, Ca и другие ионы действуют иначе на кровяные тельца человека, чем на сувоек. Но вряд ли можно сомневаться в том, что разные сорта поваренной соли действуют и в этом случае совершенно различно. Пусть физиологи и врачи не рассчитывают, что достаточно заменить химически чистый NaCl поваренной солью, для того чтобы получить «физиологический» раствор. Важно взять соответствующий сорт поваренной соли, так как между столовой французской и келлеровской московской солью—большая разница. Вообще вопрос о введении в кровь живого человека раствора NaCl или поваренной соли подлежит основательному пересмотру, что, конечно, и делается многими физиологами. Наиболее правильным способом этого пересмотра было бы изучение воздействия разных ионов на определенные клетки человеческого организма, и, я думаю, было бы вполне возможным выработать методы для изучения такого воздействия на красные и белые кровяные тельца, на сперматозоиды и на мерцательный эпителий различных позвоночных с тем, чтобы получить цифровые данные, аналогичные собранным выше для сувоек. Изучение же воздействия ионов на целые органы—мускулы и нервы—дает гораздо более сложную, запутанную картину.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Опубликовывая в настоящее время свои исследования о сократимости стебелька сувойки, я ни в коем случае не считаю

их вполне законченными. Я должен был прервать свои эксперименты и не знал, когда обстоятельства позволят мне продолжать их; поэтому я счел нужным опубликовать полученные мной результаты, полагая, что они и в этом виде представляют интерес. Но для меня не подлежит сомнению, что на том же самом объекте и с теми же методами можно получить богатые разнообразные фактические результаты и значительно углубиться в сущность явления сократимости. Уже простое увеличение числа опытов (напр., с действием ионов Ca в растворе NaCl при очень слабых концентрациях—между 0,001 и 0,0001 m Ca) позволит получить более детальные и более точные кривые. Важные результаты должно дать детальное изучение действия различных анионов, встречающихся в морской воде, а также действия более сложных комбинаций ионов морской воды, чем те комбинации, которые исследованы мной. Важно проследить, какое влияние оказывает извлечение из морской воды того или иного иона, как это делал Гербст в своих опытах с развитием яйца морского ежа в искусственной среде. Нет необходимости ограничиваться исключительно теми ионами, которые встречаются в морской воде; надо разработать возможно более полно влияние различных электролитов и анэлектролитов. Важно определить действие температуры на быстроту реакций. Весьма интересно было бы поставить соответствующие эксперименты с пресной водой, которая, конечно, богаче Ca- и Mg- ионами, чем некоторые из исследованных мной растворов. Методы, которые употреблялись мной, могут быть значительно усовершенствованы: уже употребление более тщательно дестиллированной воды устраняет существенный источник неточностей; полное устранение температурных колебаний также весьма важно: все вышеописанные эксперименты производились при температуре воздуха, колебавшейся между 20° и 25° C.

Может, пожалуй, показаться, что распадение киноплазмы на капли, описываемое мной у Zoothamnium и положенное в основу большинства моих экспериментов, есть редкое исключительное явление, которое вследствие этого лишено общего значения. Я убежден, однако, что это не так и что, наоборот, мы имеем здесь дело с явлением, которое в той или иной форме может быть вызвано во всех сократимых волокнах и прежде всего фибриллях многих гладких мышечных клеток. Мне кажется весьма вероятным, напр., что сократимые фибрилли мышечных клеток Ascaris, в которых Р. Гольдшмидт (R. G o l d s c h m i d t, Archiv für Zellf., Bd. 4, 1909) не находит никакой структуры, представляют собой действительно бесструктурные столбы жидкой киноплазмы, удерживающие свою форму благодаря оплетающим их скелетным волокнам Гольдшмидта;



я основываю такое предположение на изучении рисунков Апати (A p a t h y, Zeitschrift für wiss. Mikr., Bd. X, Tab. III), где эти фибрилли представлены распавшимися на капли совершенно так же, как распадается на капли киноплазма стебелька сувойки. Подобное же распадение киноплазмы сократимых волокон на капли, слагающиеся в правильный ряд благодаря скелету волокна, мне приходилось замечать в хвосте различных спермиев, и я уверен, что изучение действия на спермии различных ионов даст богатые результаты для выяснения явления сократимости. Мерцательные реснички по своей величине менее доступны для исследования, чем хвост спермиев, но и здесь уже давно установлена наличность твердого скелета и жидкой протоплазмы; на некоторых объектах мне удавалось различить два рода протоплазмы—текоплазму и сократимую киноплазму, которая при известных условиях распадается на ряд капель, висящих на скелетной нити.

Сложная структура поперечнополосатого мускульного волокна представляется мне обусловленной прежде всего сложно построенным твердым скелетом, который сам лишен сократимости, но своей эластичностью определяет форму сокращения. В этом скелетном остове распределены капли жидкой киноплазмы, окруженные текоплазмой. Благодаря такому распределению поверхность сократимой киноплазмы достигает громадных размеров в малом объеме. Отдельные капли киноплазмы при растянутом волокне благодаря эластическим свойствам скелета вытянуты, а при повышении поверхностного натяжения все одновременно приближаются к шаровидной форме, благодаря чему все волокно сокращается. Опыты Ж. Лёба и его школы показали, что в процессе сокращения поперечнополосатых мускулов перемещение ионов Na, K, Mg и Ca играет весьма существенную, определяющую роль. Я думаю, что можно найти такой объект и выработать такие методы для экспериментов, чтобы и на поперечнополосатом мышечном волокне проверить намеченную здесь гипотезу о природе сократимости.

Итак, воззрение, которое я предлагаю в качестве рабочей гипотезы для изучения сократимости и которое в некоторых частях весьма близко к взглядам Ж. Леба, заключается в следующем. Имеем ли мы перед собой стебелек сувойки или мерцательную ресничку, хвост спермия, гладкое или поперечнополосатое мышечное волокно, во всех этих случаях форма сокращения определяется типичным для каждого случая твердым скелетом, благодаря которому неупорядоченное сокращение жидкой киноплазмы переводится в упорядоченное движение. Причиной сокращения является увеличение поверхностного натяжения между киноплазмой и текоплазмой, следствием

которого оказывается уменьшение поверхности, т. е. приближение более или менее вытянутых столбиков киноплазмы к шаровидной форме. Обратно, при уменьшении поверхностного натяжения капли киноплазмы вытягиваются, принимая ту или иную форму в зависимости от эластических свойств скелета. Изменение поверхностного натяжения киноплазмы стоит в связи с адсорбцией тех или иных веществ, повидимому, прежде всего ионов щелочей и щелочных земель. Поверхностное натяжение уменьшается вследствие положительной адсорбции Ca и Mg и увеличивается, когда эти катионы извлекаются с поверхности киноплазмы, вступая в какое-то неактивное (недиссоциирующееся или нерастворимое) соединение в текоплазме. Этот последний химический процесс, посредством которого Ca и Mg извлекается с поверхности, ведет к повышению поверхностного натяжения киноплазмы, а стало быть—к затрате энергии: значит, мы имеем здесь дело с экзотермической реакцией, вероятно с процессом окисления. Таким образом, химическая энергия этого процесса превращается в механическую энергию сокращения через посредство поверхностной энергии.

Киноплазма есть род протоплазмы, приспособленный специально к функции сократимости. В элементарной форме сократимостью обладает всякая жидкая протоплазма, равно как и всякая капля жидкости, так как форма всякой капли может изменяться под влиянием перемены поверхностного натяжения. Специальное приспособление киноплазмы к функциям сокращения заключается в том, что поверхностное натяжение этой жидкости колеблется в особенно широких пределах, вследствие чего энергия сокращения может быть особенно велика. Такое приспособление киноплазмы к сократимости может итти в самых разнообразных направлениях, и возможно, что в каждом роде сократимых клеток мы встречаемся с особым сортом киноплазмы. Эта диференцировка киноплазмы прежде всего, а может быть исключительно,—химическая. Мы не имеем оснований приписывать киноплазме какую-то специфическую структуру. Выше (опыт 2—4, стр. 278, 281) было показано, что нормальный характер сокращения вакуолизированной протоплазмы стоит в противоречии с энгельмановской гипотезой сократимых инотагм. Но самая вакуолизация киноплазмы позволяет думать, что перед нами не однородная жидкость, а вероятно смесь жидкостей—эмульсия. Возможно, что в таком случае киноплазма имеет ячеистую структуру, хотя мне не удавалось ее подметить.

Функция текоплазмы, т. е. той протоплазмы, которая непосредственно облекает киноплазму, заключается в том, что она поддерживает обмен веществ в киноплазме и прежде всего на ее поверхности. Из текоплазмы на поверхности киноплазмы адсорбируются Ca, Mg и другие батотонные вещества, уменьшающие поверхностное натяжение. Повидимому, именно в текоплазме совершается тот химический процесс, посредством которого с поверхности киноплазмы извлекаются батотонные вещества, в результате чего происходит сокращение. От химических свойств киноплазмы и текоплазмы, равно как и от тех условий, к которым они приспособлены, зависит в каждом отдельном случае, какие именно вещества являются батотонными, т. е. такими, обмен которых обусловливает сократимость. Мы видели, что для стебелька сувойки нормальным батотонным веществом является Ca; для ресничек сувойки это, повидимому, Mg. Не представлялось бы удивительным, если бы в других случаях выполняли ту же самую роль другие катионы и вообще другие вещества, хотя, повидимому, преобладающее значение Ca и Mg широко распространено.



В результате ряда сокращений киноплазмы в клетке, по крайней мере во многих случаях, должны накопляться те или иные соединения Ca, соотв. Mg. И действительно, накопление, напр., тех или иных кальцийных нерастворимых соединений мы встречаем чрезвычайно часто. Во многих случаях отлагающийся кальций принимает форму постоянного скелета. В других случаях нерастворимые соли отлагаются лишь временно и при изменении условий растворяются и выводятся из клетки: мы уже указывали на так наз. экскреторные кристаллы, которые у многих инфузорий то переполняют протоплазму, то совсем исчезают. Возможно, что с теми же методами, с которыми мы исследовали сократимость сувойки, можно было бы разобраться в этом явлении образования и исчезновения экскреторных кристаллов. Это была бы, конечно, весьма благодарная задача: разрешение ее могло бы пролить свет также и на ряд патологических явлений в жизни многих клеток и прежде всего в человеческом организме (артериосклероз, подагра и пр.).

Я заканчиваю настоящую работу, выражая уверенность, что если бы в какой-либо лаборатории удалось организовать разработку намеченных выше вопросов по широкому, ясно обдуманному плану, то в этой обработке могло бы принять участие много работников и в результате удалось бы подвинуть вперед изучение одной из интересных глав современной экспериментальной биологии.

## V. К ВОПРОСУ О КЛЕТОЧНОЙ ФОРМЕ[1]

Несколько месяцев назад Альбрехт Бете[2] подверг критике мои взгляды относительно формы клеток. Для каждого ученого, опубликовавшего какую-либо научную теорию, критика со стороны других ученых всегда полезна, притом же справедливая в равной степени, как и несправедливая. В первом случае автор, учтя эту критику, может исправить свою теорию, а во втором—получает удобный случай публично устранить те или иные недоразумения со стороны своих читателей.

Я сожалею только об одном: что Бете раньше, чем писать свою критику, не удосужился прочесть полностью мои «Исследования о форме клеток». Вторая часть ему осталась совершенно неизвестной, по крайней мере он ее ни разу не цитирует. А между тем эта моя работа опубликована уже четыре года назад и притом в таком распространенном журнале, как «Archiv für Zellforschung». На некоторые из своих сомнений автор мог бы найти ответ уже в этой работе.

С 1903 г. я в ряде работ развивал следующую цитологическую проблему. Каким образом в клетке одновременно сочетаются признаки жидкого и твердого аггрегатного состояния[3],

[1] Опубликовано только на немецком языке в Anatomischer Anzeiger, Bd. 45, H. 6—7, p. 183—207, 1912.

[2] Albrecht Bethe, Anatomischer Anzeiger, Bd. 40, 1911.

[3] Термин «твердый» я употребляю в старом ньютоновском смысле, т. е. как синоним «эластический»; в современной физике под «твердыми» подразумеваются часто только анизотропные тела. В употребляемом мной смысле твердые тела отличаются от жидкостей тем, что они сопротивляются изменению формы, т. е. перемещению их частиц. Известны также и жидкости с различным, иногда значительным, трением. Но протоплазма, по крайней мере, сократимая, является скорее легко подвижной, чем вязкой жидкостью. Сравнение с «жидкими кристаллами» мало может нам помочь, так как повидимому это сложные двуфазные образования и они сами состоят из жидких капель и твердых формоопределяющих скелетных элементов. По современным воззрениям мы представляем себе протоплазму как смесь различных коллоидов. По моему представлению она состоит из легко подвижных жидких солов и из твердых желов, образующих скелеты определенной формы и определенной эластичности. В дальнейшем



т. е. каким образом возможно, что при несомненно жидких свойствах своей протоплазмы клетки обладают определенной, иногда очень сложной формой? Предлагаемое мной разрешение этой проблемы заключается в следующем: каждая клетка, или каждая часть клетки, наружная форма которой отступает от шарообразной, обладает твердым скелетом, который придает определенную внешнюю форму жидкой протоплазме. Клеточный скелет может быть представлен или непрерывной твердой оболочкой, как у растительных клеток, или внутренним твердым скелетом (твердые раковинки корненожек), или, наконец, он может состоять из растяжимых эластических волокон.

Этому последнему случаю я посвятил особое внимание. Много прекрасных примеров сложной клеточной формы, обусловленной твердыми скелетными нитями, мне дали головки различных спермиев. По большей части на поверхности цилиндрических головок я наблюдал одно или несколько спиральных волокон, а в том случае, когда из двух спиралей одна короче другой, головка вместо цилиндрической принимает штопорообразную форму.

Кроме таких спиралей я наблюдал во многих случаях одно или несколько продольных волокон, которые по большей части лежат также на поверхности головки и определяют длину головки и ее ребра. Путем изменения осмотического давления или путем набухания от действия различных химических веществ я пытался доказать, что внутреннее содержание головки действительно жидкое и что при изменении осмотического давления наружная форма спермия изменяется.

Кроме спермиев различных животных я изучал также скелет сократимого стебелька сувоек, так же как и некоторые другие виды клеток. Кроме того я пытался применить тот же принцип к различным клеточным формам, описанным другими авторами, и констатировал наличие клеточного скелета в красных кровяных тельцах (по описанию Мевеса), у различных простейших, в нервных клетках (по Бете), в некоторых мускульных клетках и т. д. Поэтому я выставил общее положение: если цитолог желает разносторонне изучить какую-либо клетку, то он не может считать свою задачу выполненной раньше, чем в этой клетке будут открыты твердые скелетные структуры, которые определяют клеточную форму; это относится не только к целым клеткам, но и к частям клеток, которые имеют определенную внешнюю форму (напр. к хромосомам, ресницам и т. д.).

Мои воззрения на форму клетки были приняты некоторыми исследователями и применены к различным случаям. Особенное

изложении термины «твердый» и «жидкий» будут употребляться, как приблизительно равнозначные терминам «желы» и «солы».

внимание посвятил им мюнхенский зоолог Р. Гольдшмидт, который пытался объяснить этим принципом форму различных клеток. Поэтому критика Бете направлена в равной степени против меня и против Гольдшмидта. Так как последний, может быть, сам будет отвечать, я оставляю в стороне все то, что А. Бете говорит против него.

Что думает Бете относительно поставленной мной проблемы? Он рассматривает одно за другим все основные положения моего принципа и все их принимает. Во-первых, он принимает, что протоплазма—жидкость. Из этого следует, что «все клетки должны были бы оказаться шарообразными, если бы на них не действовали деформирующие силы». Бете «до известной степени согласен также и с тем, что при постоянстве клеточной формы местных различий поверхностного натяжения жидкой протоплазмы недостаточно, чтобы объяснить п о с т о я н с т в о формы?»[1].

В заключение Бете признает, что у нешарообразных свободоподвижных клеток с постоянной формой или у веретеновидных, цилиндрических и т. п. клеток ткани «наряду с жидкой протоплазмой существуют твердые элементы», и притом в форме или оболочки или соприкасающихся с оболочкой твердых элементов. Он стремится во всех случаях и в том числе в нервных волокнах открыть определяющий форму клеточный скелет. На стр. 215 Бете пишет: «Так резко отступающая от шарообразной формы нервных элементов требует также каких-то особых структур. Наружная твердая замкнутая оболочка или—в смысле жидких фигур Плато—заложенная на поверхности сетка, соотв. спирально обвитая твердая нить вполне соответствовала бы таким условиям».

Таким образом, Бете действительно принимает основы моей теории. Правда, он не говорит о «кольцовском принципе», как Р. Гольдшмидт, и видит здесь лишь применение принципа Плато, что и я подчеркиваю в своих работах. По моему мнению физиологу вообще не приходится создавать новые принципы

[1] А. Бете пишет: «Если я до некоторой степени согласен с этим, то я должен прибавить, что я думаю это чисто инстинктивно (gefühlsmassig). Доказать это я так же не в состоянии, как Кольцов и Гольдшмидт». Разве и в самом деле все это так сложно? Отступающая от шарообразной форма масляной капли Квинке определяется тем, что зде ь в известном пункте возникло уменьшение поверхностного натяжения благодаря соприкосновению с щелочным раствором. Пока сохраняются местные различия в поверхностном натяжении, не может возникнуть статического равновесия и мыльный раствор стремится распространиться по всей поверхности и придать капле снова шарообразную форму. В чисто жидкой системе скоро достигается равновесие, и нет больше никаких причин к тому, чтобы поверхностное натяжение изменилось в том же самом пункте поверхности теперь уже шарообразной капли. Когда амеба втянула свою псевдоподию, от нее решительно ничего более не остается.



и законы: достаточно, если он применяет известные физические и химические законы для объяснения тех или иных биологических фактов. Что же касается применения принципа Плато, то и Бете соглашается, что «систематически оно впервые проведено Кольцовым».

Из сказанного ясно, что Бете выступает не против моей общей теории клеточной формы, но против отдельных случаев ее применения. Прежде всего он очень недоволен моим признанием за нейрофибриллями роли твердых формоопределяющих образований (это объяснение развивает в особенности Р. Гольдшмидт). И после того как он, по его мнению, опровергает это объяснение, он забывает в конце своей статьи все, что он сам написал в начале об основах моей теории клеточной формы, и таким образом подводит итоги своей критики: «Предположения, которые делают Кольцов и Гольдшмидт, чтобы объяснить форму клеток (в особенности нервных) по способу фигур жидкостей по Плато, не соответствуют в одном важном пункте известным нам в настоящее время физическим фактам: а именно—твердые образования согласно законам поверхностного натяжения лишь в том случае могут влиять на форму жидкой массы, которая окружена другой жидкостью, не смешивающейся с первой, если они расположены на самой поверхности» (стр. 224).

Читатель, который читает одно это заключение (а ведь найдутся многие, у которых не найдется времени прочесть что-либо иное в сравнительно длинной статье), конечно подумает, что Р. Гольдшмидт и я действительно сделали грубую ошибку и заслужили такое поучение со стороны критика. Но действительно ли мы эту ошибку сделали? Бете думает, что почти во всех случаях, когда я описываю длинную плазматическую нить, я ищу ее скелет в форме в н у т р е н н е й твердой фибрилли. Он считает буквально единственным исключением случай, когда я причину формы такой нити вижу в н а р у ж н о й спирали: это случай сосательных трубочек сукторий (Бете, стр. 215)! Если бы строгий критик взял на себя труд целиком прочесть ту работу, которую он собирается опровергать, то от него не могло бы ускользнуть, что я в большинстве случаев нахожу именно также наружные спирали. Для доказательства достаточно перечислить следующие рисунки из второй части моих «Исследований о форме клеток»: рисунки в тексте[1] 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 16; табл. I, рис. 1, 3, 4, 5; табл. II, рис. 9, 10, 11, 12; табл. III, рис. 17, 18, 19; табл. IV, рис. 24, 25, 26, 27, 29, 30, 31. На всех этих рисунках изображены цилиндрические образова-

[1] Нумерация приводится по немецкому изданию с пятью таблицами в красках, отсутствующими в настоящем издании.

ния, которые обвиты поверхностными спиралями с более или менее тесно сближенными оборотами. Понятно, что для многих биологов моя теория рисуется как, главным образом, теория поверхностных твердых спиралей, в этом отношении я не нуждаюсь в поучениях со стороны А. Бете! Если А. Бете пожелает прочесть эту мою работу, то он найдет доказательства того, что эти спирали не могут быть рассматриваемы как спиральные утолщения твердой мембраны, как он предполагает для соответствующих образований в спермиях Decapoda. При различных экспериментах удается заставить эти спирали скользить по поверхности и раскручиваться. Если на лицо две параллельных спиральных нити, то при укорачивании одной из них можно придать цилиндрической фибрилле винтообразную форму или, наоборот, из винтообразной нити сделать цилиндрическую.

Однако я не хочу отрицать, что во многих случаях я называю эти формоопределяющие спиральные фибриллы внутренним скелетом и противопоставляю их наружной оболочке растительных клеток. Я пытаюсь даже доказать это моими плазмолитическими экспериментами: в гипотонических растворах от них отстает тонкая полупроницаемая плазматическая оболочка, которая вскоре обычно вздувается пузырем. Эта оболочка, повидимому, жидкая, так как два таких пузыря иногда сливаются в один большой (рис. 4 на стр. 217 наст. издания). Что же, таким высказыванием я вступаю на ложный путь? Нет, ни в каком случае! Твердые фибриллы определяют форму тех жидких цилиндров, на поверхности которых они лежат, но эти цилиндры могут вместе с определяющими их форму нитями быть покрыты тонким слоем другой не смешивающейся с ними жидкости при условии полного смачивания, т. е. в том случае, если поверхностное натяжение между внутренней жидкостью цилиндра и водой ($\alpha$) больше, чем сумма натяжений между поверхностной жидкой оболочкой, с одной стороны, и водой ($\alpha'$) и внутренней жидкостью ($\alpha''$), с другой: $\alpha > \alpha' + \alpha''$[1]. Я думаю, что такие тонкие полупроницаемые жидкие слои часто облекают клетки и вследствие незначительности их массы не оказывают большего влияния на форму клетки. Бете слишком упрощает дело, если он оставляет без внимания возможность такого наслаивания различных жидких сортов протоплазмы.

Это первый случай, когда форма клетки может определяться «внутренним» скелетом, но не единственный. Вопреки Бете я настаиваю на своем утверждении, что длинные жгуты и нитевидные придатки могут состоять из твердой оси, покрытой оболочкой из жидкой протоплазмы. По Бете «в этом случае протоплазма распалась бы на капли, повисшие на твердой нити»

[1] См. Freundlich, Kapillarchemie, стр. 136 и сл., стр. 174 и сл.



(прим. к стр. 215). А. Бете считает это необходимым выводом из следующих рассуждений Плато: «Проволоки, проткнутые перпендикулярно к поверхности через фигурную массу жидкости, напр. через шарообразную или кубикообразную массу масла, не вызывают заметной деформации в том случае, если их поперечник по сравнению с поверхностью жидкости мал, так как они могут действовать лишь по очень короткой линии соприкосновения между двумя жидкостями. Поэтому капли, которые при снятой силе тяжести образуются на проволоке, почти шарообразны, когда проволока относительно тонка; при толстой оси они оказываются более или менее вытянутыми» (Бете, стр. 214). Все это действительно можно найти у Плато (т. I, стр. 84). И тем не менее ясно, что к нашему случаю это положение не применимо. Ведь ясно, что необходимо принимать во внимание абсолютные размеры. В экспериментах Плато масляная «капля» имела 6 см в поперечнике, а проволока—2 мм. А вся ресничка часто имеет 0,5 $\mu$ в толщину! А. Бете при этом сравнении позабыл наличие капиллярных сил. Это, конечно, ошибка Бете, а не Плато. Последний, конечно, был прав, когда, описывая действие тонкой проволоки на масляный шар в 6 см диаметром, выразился: «si l'on se sert d'un fil trés fin la difference d'avec la forme sphérique devient tout à fait insensible». Но на рис. 25 Плато сам нарисовал между двумя большими шарами настоящие мениски, которые показывают, что проволока смачивается маслом и покрыта цилиндрическим слоем масла. По сравнению с шарами в 6 см диаметром смачивающий проволоку слой масла, может быть, и ничтожно мал, но на нити диаметром в 0,25 $\mu$ он может равняться толщиною с этой нитью и потому им пренебрегать не придется.

Что происходит, когда мы протыкаем через масляный шар хорошо смачиваемую маслом проволоку?

При $\alpha_{\text{нить—алкоголь}} > \alpha'_{\text{масло—алкоголь}} + \alpha''_{\text{масло—нить}}$ тонкий слой масла поднимается по поверхности нити теоретически до самого конца ее. Мы получаем жидкую нить, форма которой обусловлена внутренней твердой скелетной нитью. Нигде эта последняя не находится в непосредственном соприкосновении со спиртом, так как повсюду, даже на самом конце, замена границы нить—масло границей нить—спирт потребовала бы известного количества работы.

Что мы можем предполагать относительно толщины такого смачиваемого масляного слоя, который не стремится распасться на капли? Его толщина будет зависеть, главным образом, от радиуса сферы молекулярного действия, т. е. притяжения между нитью и маслом. Квинке сделал попытку определить этот радиус для случая стекло—вода и нашел величину 0,05—0,08 $\mu$. Для гораздо более крупных белковых и липоидных молекул

можно было бы принять и больший радиус. Но примем и здесь радиус в 0,08 μ. В ресничке, толщина которой 0,5 μ, плазматический поверхностный слой в 0,08 μ, конечно, микроскопически не различим и все-таки достаточно велик по сравнению с радиусом реснички (около одной трети). А ведь есть и более тонкие реснины.

Вопрос о том, можно ли приписать эластичности нити величину достаточно высокую, чтобы поддерживать поверхностное натяжение масляного слоя, я пока оставляю открытым. Я прошу только Бете взять назад свое утверждение: «внутренний скелет, который нигде не выходит на поверхность жидкостей, вообще не в состоянии предотвратить ошаривание жидкости или ее распадение на отдельные капли»; это положение не верно.

По моему мнению жидкие нити с внутренними скелетными фибриллями широко распространены. Лучшим примером являются аксоподии Heliozoa.

Мы находим здесь превосходные приспособления, служащие, очевидно, для того, чтобы укреплять внутренние концы осевых скелетных нитей. У Actinophris sol все осевые нити сходятся к центру вокруг ядра, у Acanthocystis к центральному тельцу. Это укрепление очевидно должно удовлетворить требования Бете (прим. на стр. 215); конечно, он задаст вопрос, почему осевые нити Actinosphaerium останавливаются на границе между внутренним и наружным плазматическим слоем, не погружаясь во внутренний слой? Достаточно, однако, допустить, что натяжение на границе между внутренним и наружным слоем протоплазмы выше, чем натяжение на границе между водой и жидкой оболочкой аксоподии, чтобы понять, почему осевая нить не опускается вглубь.

Во всех этих случаях действует еще одна причина, которая имеет значение для определения формы аксоподии. В жидкой части аксоподии постоянно движутся в определенном направлении зернышки, что, очевидно, указывает на затрату некоторой работы (может быть, изменение поверхностного давления в некоторых пунктах аксоподии). Здесь не может наступить статического равновесия, и при наличии твердых структур поверхностное натяжение может изменяться всегда именно в одном определенном пункте (напр., на свободном конце аксоподии). У такой специфической клеточной формы внешний вид клетки может определяться локальными различиями поверхностного натяжения, как в псевдоподиях амеб.

Такое же объяснение приложимо и к случаю жгута Mastigella, описанному Гольдшмидтом; если на поверхности жгута благодаря адсорбции или каким-либо химическим превращениям натяжение постоянно понижается, то прикрепленное к внутреннему концу скелетной фибрилли ядро все время держится у самой поверхности и не может отодвинуться внутрь.



В очень сложных иногда механизмах, которые мы наблюдаем в жгутах спермиев, в ундулирующих мембранах и в мерцательных ресницах и которые служат для превращения неупорядоченного движения в упорядоченное, мы часто находим особые приспособления, закрепляющие внутренние концы скелетных фибриллей на поверхности. Спермии обладают по большей части твердой осевой нитью, которая идет иногда непрерывно от перфораторня до конца хвоста. Хорошо известные рисунки Энгельса показывают, как прочно укреплены внутренние концы ресничек мерцательной клетки базальными тельцами. Интересны также картины, изображающие укрепление ножек Stylonychia.

Пользуюсь случаем привести здесь несколько рисунков из моих еще неопубликованных исследований о структуре ресничек. Под влиянием разбавленной морской воды реснички различных планктонных животных и личинок изменяются в том же направлении, как жгуты спермиев, причем масса жидкого поверхностного слоя значительно увеличивается в объеме. Становится ясным, что каждая ресница состоит из внутренней твердой скелетной фибрилли и тонкого облегающего ее слоя протоплазмы. В некоторых случаях эластичности фибрилли хватает как раз на то, чтобы удержать на своей поверхности ничтожно тонкий слой жидкой протоплазмы. Если же объем жидкой протоплазмы увеличивается в гипотоническом растворе, то ресница немедленно принимает шарообразную форму, причем скелетная фибрилля обвивает поверхность капли несколькими оборотами. Отсюда можно вывести, что скелетная нить имеет цилиндрическую форму (рис. 1*a*, *b*). У трохофоры Polygordius скелетная фибрилля обвивает каплю в одной и той же меридиональной плоскости (рис. 1 *c*); вероятно, она здесь не цилиндрическая, а лентовидная. У Pleurobrachia прочность твердой фибрилли гораздо выше, и при увеличении объема жидкой протоплазматической оболочки последняя распадается на ряд капель; протоплазматические капли при этом изменяются химически и перестают смачивать скелетные фибрилли,—вскоре они совсем отрываются и собираются в кучки поблизости от оставшихся целыми, теперь совершенно голых и неподвижных скелетных фибриллей (рис. 1 *d*).

Иногда можно заметить, что целая группа ресничек в гипотоническом растворе вздувается в одну общую каплю; это доказывает, что плазматическая оболочка здесь действительно жидкая.

Путем этих экспериментов, которые каждый легко может повторить с мерцательным эпителием морских животных, может считаться установленным, что ресничка состоит действительно из твердой фибрилли и жидкой плазматической оболочки,

причем при нормальных условиях фибрилля оказывается достаточно эластичной для того, чтобы уравновешивать поверхностное натяжение[1].

Второй случай, по отношению к которому критика А. Бете становится особенно острой,—это нервные фибрилли. Бете

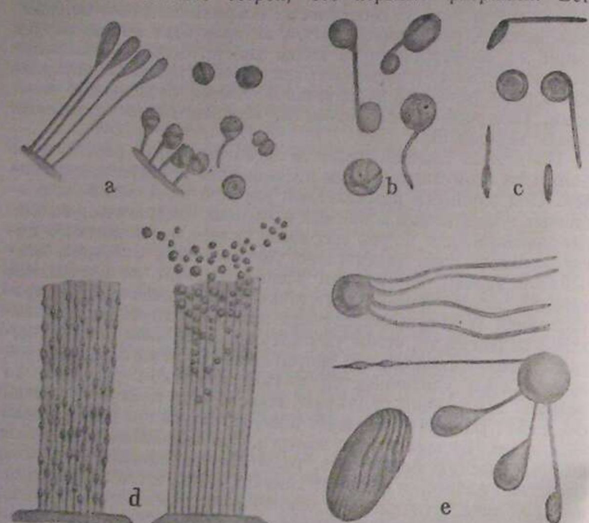



Рис. 1. Действие разведенной морской воды на реснички различных морских организмов.

*a*—Cyphonautes; *b*—личинка Sipunculus; *c*—трохофора Polygordius; *d*—Pleurobrachia; *e*—Chreseis.

отрицает всякую связь между формой нервной клетки и нейрофибриллями (которые и для него также тверды) только потому, что они у большинства животных проходят внутри клеточного тела (стр. 216). Сам я до сих пор не изучал нейрофибриллей с моими методами, и если в общем отделе первой части моих «Исследований о форме клетки» я посвятил этим фибриллям 20 строк (стр. 175 наст. издания) и признал их за скелетные

[1] См. также A. Schuberg, Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Archiv für Protistenkunde, Bd. 6, 1905, и H. Erhard, Studien über Flimmerzellen, Archiv für Zellforschung, Bd. 4, 1910.



волокна, то я решился сделать это только на основании исследований самого Бете, рисунок которого я привел в качестве иллюстрации моего взгляда (см. рис. 45 на стр. 175 наст. издания). Я выбрал этот рисунок потому, что здесь все нервные фибрилли за очень немногими исключениями на большом протяжении касаются поверхности клетки. А теперь Бете уверяет нас, что фибрилли «лежат почти сплошь интрацеллюлярно». Отсылая к этому рисунку, я предлагаю читателю самому решить, не обманывают ли меня мои глаза.

Это рисунок, который соответствует рис. 19 *A* из большой книги А. Бете о нервной системе[1],—отнюдь не нарочито подобранное исключение. Почти всюду мы видим одно и то же: нервные фибрилли на большом протяжении касаются поверхности ганглиозных клеток или их отростков. Пусть читатель обратит внимание на следующие рисунки в книге Бете: рис. 11 (Hirudo), рис. 12 (Carcinus), рис. 13 и 16 (Hirudo), рис. 19 *B*, *C*, *D* (человек и кролик) и др. Повсюду видно, что часть нервных фибриллей проходит по самой поверхности клетки или ее отростков, и наличия этих поверхностных скелетных фибриллей достаточно для того, чтобы определить форму соответствующей части нейрона. Правда, на большинстве рисунков кроме этих поверхностных нитей нарисовано также и много фибриллей, проходящих внутри, которые лежат слишком глубоко для того, чтобы влиять на форму поверхности. Но где-нибудь на дальнейшем протяжении нейрона и эти фибрилли, конечно, касаются поверхности и здесь уже участвуют в определении формы. Это предположение является необходимым выводом из воззрения самого Бете, который думает, что на конце каждого нервного отростка фибрилли рассыпаются, как самостоятельные «голые» нити. Кроме того, в толстых пучках фибрилли связаны между собой притяжением, и таким образом лежащие внутри фибрилли могут повышать прочность поверхностных фибриллей.

Нервное волокно можно было бы сравнить с набухшей в воде веревкой, скрученной из большого числа отдельных нитей. По существу такая веревка представляет собой жидкий цилиндр, который удерживает свою форму благодаря скелету, состоящему из отдельных волокон, часть которых лежит на поверхности, часть внутри. Если веревка не чрезмерно набухла в воде, то жидкий цилиндр не распадается на капли.

Таким образом, поскольку дело касается качественной стороны вопроса, приводимые Бете возражения против формоопределяющего значения нервных фибриллей мне кажутся устраненными. Я хочу лишь сделать одно добавление: я никогда не

[1] A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig, 1903.

утверждал, что нейрофибрилли являются единственными элементами в нейронах, которые определяют форму нейрона. Я сам высказался в том смысле, что в миелиновых нервах форма осевого цилиндра, по крайней мере отчасти, определяется обкладочными оболочками. По мнению Бете наиболее вероятными скелетными образованиями нейронов являются сетки Гольджи на поверхности ганглиозных клеток позвоночных и беспозвоночных и спиральные завитки на нервах пиявок, так же как «внутренняя перепонка» миелиновых оболочек. Вполне возможно, что в таких нейронах, как рецепторные клетки Hirudo по Апати (см. Бете, рис. 15 *А*), единственная нервная фибрилля действует формоопределяюще только тогда, когда она рассыпается на тончайшие концевые веточки, а в главном волокне следует искать другие скелетные образования, напр. те, на которые указывает Бете.

***

Теперь мы переходим к математическим вычислениям Бете. Одно качественное «опровержение» моих взглядов ему показалось недостаточным. Он пытается доказать свое «опровержение» точными математическими данными и приводит красивые формулы, которые должны привести к абсурду мои и Р. Гольдшмидта взгляды. Математика часто производит глубокое впечатление на читателя, у которого нет времени самому разобраться в ней критически, и такой читатель охотно поверит, что наши теории действительно уничтожены вычислениями Бете. Поэтому мне приходится с особенным вниманием разобрать «математику» Бете. Я должен начать со сравнительно длинной цитаты. Бете так излагает свои доказательства:

«Я хочу положить в основу вычисления простейший случай цилиндрического нервного волокна, по оси которого проходит единственная нервная фибрилля, как это часто бывает у пиявок. Хотя мы уже видели, что совершенно неправильно предположение Кольцова и Гольдшмидта, будто жидкая перифибриллярная субстанция может удерживаться на осевой фибрилле как цилиндрическая мантия, все же мы допустили его правильность для последующих рассуждений. Так как нервное волокно сохраняет свою цилиндрическую форму и в том случае, если мы отделяем его от ганглиозной клетки и концевого разветвления, то будем принимать во внимание лишь остающийся прямой цилиндр. Концы такой цилиндрической жидкой нити мы можем представить себе полушарообразно закрученными».

«Обозначим посредством $\alpha$ поверхностное натяжение между цилиндром и окружающей жидкостью; оно стремится к тому, чтобы заставить жидкий цилиндр распасться на капли. По гипотезе Кольцова и Гольдшмидта это натяжение уравновешивается твердой осью-фибриллью, принимая на своих концах давление (натяжение)».



«Сила $Z$, с которой поверхностное натяжение, принимаемого за стабильный, жидкого цилиндра оказывает давление на концы фибрилли, может быть вычислена по формуле:

$$Z = \alpha\pi r \frac{3v - 4\pi r^3}{3v + 2\pi r^2},$$

где $\alpha$—константа поверхностного натяжения, $r$—радиус цилиндра и $v$ (поверхность основания × высоту $= r^2\pi h$)—объем цилиндра. Если $r$ по сравнению с $h$ мало, то дробь в формуле приближается к единице. В таком случае формула упрощается до $Z = \alpha\pi r$».

«Сделаем подстановки конкретных величин: пусть радиус нервного волокна 0,01 мм, длина его 10 мм; радиус нейрофибрилли—0,25 μ; $\alpha = 2$ мг/мм. В таком случае $Z = 2 \times 3{,}14 \times 0{,}01 —$ —0,0628 мг. Это кажется очень малой величиной. Но такое давление должна выдержать фибрилля радиусом в 0,25 μ, т. е. около $2 \cdot 10^{-9}$ в поперечнике. На квадратный сантиметр фибрилли падает таким образом давление в 31,4 кг. Немыслимо, чтобы какой-нибудь белковый жел (так как только о таком материале твердой фибрилли здесь может быть речь) выдерживал подобное давление».

«В действительности твердость фибрилли должна быть еще гораздо больше, так как для длинных балок и столбов приходится принимать во внимание не столько сопротивление давлению, сколько сопротивление изгибу. Обычно принимаемая в технике формула для вычисления сопротивления изгибу при столь высоком несоответствии между длиной и поперечником, как в нашем случае (20 000 : 1), не может дать сколько-нибудь надежные цифры. Но, применяя ее, мы можем получить некоторое приблизительное представление о том, какую чудовищную твердость требует от материала фибрилли теория Кольцова—Гольдшмидта. Стальная фибрилля таких же размеров оказывается в состоянии выдержать давление только $10 \times 22 \cdot 10^5 \times$ $\times 0{,}78 (2{,}5 . 10^{-5})^4$ кг — 0,0000067 мг, т. е., округляя цифру, в 10 000 меньше, чем должна выдержать наша нервная фибрилля... Эластический модуль материала фибрилли должен быть в 10 000 раз выше, чем для стали (2 200 000 кг на квадратный сантиметр)... Короче: гипотеза Кольцова—Гольдшмидта приводит к невероятным выводам» (стр. 218 и сл.).

Прежде всего я хочу спросить автора: почему ему кажется немыслимым, чтобы какое-либо клеточное скелетное волокно могло выдержать давление в 31,4 кг/см? Этот вопрос нельзя решать по одному ощущению («gefühlsmässig»), так как в нашем распоряжении имеются достоверные данные. Существует ткань, состоящая почти из чистых скелетных волокон, ткань сухожи-

лий. Г. Трипель[1] дает для нее точные определения эластичности. Сопротивление сухожилия натяжению по этому исследованию равно 4,5 кг/мм, т. е. скелетная фибрилля выдерживает не только 31,4 кг на см², но 450 кг на 1 см²?! Модуль эластичности $E$ для коллагенной соединительной ткани определяется по Трипелю между 2 500—10 000 кг /см². Поэтому и для наших скелетных фибриллей мы имеем право принять предварительно такие же величины.

Если мы вглядимся внимательно в вычисления Бете, то мы заметим, что Бете выбрал для подсчета такое нервное волокно, для которого следовало ожидать максимального значения $E$. У Hirudo наряду с волокнами, в которых проходит одна единственная фибрилля, мы встречаем и такие, в которых давление поверхностного натяжения на концах выдерживают многие, может быть целые сотни фибриллей. Допустим, что в нервном волокне 10 мм длиной при поперечнике в 0,02 мм общий поперечник всех нейрофибриллей имеет радиус в 1 $\mu$ или даже в 2,5 $\mu$. Для этого случая, вычисляя модуль эластичности по Бете, мы получаем:
при радиусе=1$\mu$

$$E = \frac{4\alpha r l^2}{\pi^2 R^2} = 8 \cdot 10^7 \text{ кг/см}^2,$$

а при радиусе=2,5$\mu$

$$E = 21 \cdot 10^5 \text{ кг/см}^2.$$

Далее не следует упускать из виду, что в нервном волокне пиявки Бете описывает особую оболочку со скелетными волокнами, которая разделяет вместе с нейрофибриллями давление поверхностного натяжения на концах. Что же касается голых концевых разветвлений нерва, то сомнительно, чтобы они могли достигать в длину 10 мм. Если мы примем для голых концевых ветвей нервов длину в 1 мм при радиусе $r$=0,01 мм и общем радиусе нервных фибриллей=2,5, то, вычисляя, получим $21 \cdot 10^3$ кг/см². Таким образом для этого крайнего в другом направлении случая мы получаем для нервной фибрилли величину, которая приблизительно соответствует величине, определенной Трипелем для коллагеновой соединительной ткани: $10^4$ кг/см².

Я могу привести здесь еще несколько примеров, в которых вычисления Бете вполне сходятся с моими представлениями о клеточной форме. Цилиндрическая головка спермия улитки (см. рис. 1 на стр. 214) состоит из капли жидкого сола, форма которой определяется четырьмя скелетными фибриллями. Все фибрилли имеют приблизительно один и тот же поперечник ($r$=$10^{-5}$ см), одна идет аксиально, через весь цилиндр, три дру-

[1] H. Triepel, Einführung in die physikalische Anatomie, Wiesbaden, 1902.



гих обвивают поверхность спирально. Длина цилиндра=$10^{-4}$ см. Допустим, что $\alpha$=2 мг/мм²=$2 \cdot 10^{-5}$ кг/см². Тогда поверхностное давление на концах:

$$E = \alpha\pi r \frac{3h - 4r}{3h + 2r} = 2 \cdot 10^{-4} \cdot \pi \cdot 10^{-5} \cdot \frac{26}{32} = 5 \cdot 10^{-9} \text{ кг/см}^2.$$

Это давление будет сдерживаться главным образом тремя поверхностными спиралями, но и внутренняя аксиальная фибрилля примет на себя значительную часть тяжести. Допустим, что величина $E$ этой фибрилли, принятой Трипелем для коллагенной соединительной ткани, =$10^4$ кг/см². В таком случае наша аксиальная фибрилля может выдержать:

$$\frac{10 \cdot 10^4 \cdot 0{,}78 \cdot 10^{-20}}{10^{-6}} = 7{,}8 \cdot 10^{-10} \text{ кг/см}^2,$$

т. е. значительную часть всего давления $5.10^{-9}$ кг/см².

Сходные соотношения мы видим также в самой длинной из исследованных мной головок спермиев у Murex brandaris (рис. 17 на стр. 235). Здесь радиус цилиндрической головки = =ок. $5 \cdot 10^{-5}$ см, длина ее—ок. $3 \cdot 10^{-3}$ см; аксиальная главная скелетная фибрилля имеет радиус $10^{-5}$ см. При $\alpha$=$2 \cdot 10^{-5}$ кг/см² поверхностное давление на концах вычисляется в $3 \cdot 10^{-11}$ кг/см². Чтобы все это давление принять на себя, аксиальная фибрилля должна обладать $E$=$36 \cdot 10^{-4}$ кг/см², что не слишком отличается от вероятного. Но здесь мы замечаем и разницу с предшествующим случаем: скелетные структуры на поверхности головки спермия развиты слабо и едва заметны (рис. 17 a); вследствие этого и форма головки весьма лабильна. Заметно, что прочность всего скелетного аппарата лежит близ границы и при различных наружных воздействиях головка разбухает в шар (рис. 17 e, g) или распадается на ряд капель (рис. 17 c). В этом случае наблюдение хорошо совпадает с вычислением[1]. Можно было бы, пожалуй, развивая вычисления А. Бете, установить известную границу применения моих воззрений на клеточные скелеты и приписывать состоящим из жела фибриллям формоопределяющую функцию лишь в тех случаях, в которых вычисляется не слишком высокий модуль эластичности. Нетрудно,

[1] Эластичность скелетных фибриллей в жгутах и ресницах я вообще не стану вычислять, так как ясно, что формулы Бете здесь совсем не применимы. Во-первых, $\alpha$ представляет здесь очень изменяющуюся величину, а во-вторых—толщина жидкого слоя на поверхности скелетных фибриллей здесь минимальна, достигая в некоторых случаях, вероятно, не более 0,05—0,08 $\mu$ (невидимо!), но на таком расстоянии должно действовать притяжение скелета, которое может вовсе снять поверхностное натяжение. Если смазать проволоку смачивающим ее маслом и дать избытку масла стечь, то мы увидим, что проволока по всей длине окажется покрытой слоем масла; толщина жидкого масляного цилиндра тем больше по отношению к радиусу $R$ проволоки, чем меньше абсолютная величина $R$.

однако, показать, что все это вычисление в одном важном отношении висит в воздухе, почему мы и не имеем права делать на основании его какие-либо прочные выводы.

Прежде всего я предлагаю читателю вспомнить картину живой Polystomella или другой родственной корненожки[1]. Перед глазами наблюдателя развиваются нитеобразные лучи едва измеримой толщины, по своей длине однако превышающие поперечник раковины. Эти филоподии застывают на несколько минут в вытянутом состоянии или мало-помалу втягиваются обратно. По мнению большинства цитологов, начиная с Квинке и Бючли, эти филоподии состоят из жидкости (совершенные солы). Нетрудно видеть, что приведенные выше вычисления Бете приложимы и к этому случаю; принимая радиус филоподии $=0{,}2\mu=2\cdot10^{-5}$ см, ее длину в 0,5 см и для $\alpha$—величину, принимаемую Бете $=2\cdot10^{-5}$ кг/см², мы получаем для силы $Z$, с которой поверхностное натяжение жидкого цилиндра давит на концы филоподий, величину $1256\cdot10^{-12}$ кг/см². Твердая фибрилля таких размеров должна была бы иметь модуль эластичности $25\cdot10^{7}$ кг/см². Таким образом, повторяя рассуждения А. Бете, мы приходим к заключению, что филоподия, состоящая из белкового сола, должна иметь модуль эластичности, который приблизительно в 100 раз выше, чем для стали ($22\cdot10^{5}$ кг/см²).

По сравнению с этой абсурдно высокой величиной модуля эластичности для жидкой филоподии вычисленный Бете модуль эластичности для состоящих из жела нейрофибриллей ($22\cdot10^{9}$ кг/см) не покажется удивительным. Короче: «к невероятным выводам» приводит не гипотеза Кольцова—Гольдшмидта, а вычисление Бете!

Главную ошибку этого вычисления нетрудно угадать. Ее слабый пункт знает сам Бете, но он хочет отвергнуть все сомнения. «Можно было бы,—пишет он,—возразить против всего этого вычисления, что принятая величина для $\alpha$ (2 мг/мм) слишком велика. Уменьшим ее спокойно в 10 и даже в 100 раз—весьма невероятное допущение,—дело мало изменится; лишь в том случае, если мы уменьшим эту величину в миллионы раз, этого будет достаточно для гипотезы» (стр. 220, прим. 3). Откуда же Бете знает величину $\alpha$? «Эта величина, вероятно, годится для поверхностного натяжения плазматической оболочки по отношению к воде, соотв. рингеровскому раствору (см. Чапек, Метод прямого определения поверхностного натяжения протоплазмы, Иена, 1911, стр. 53)».

Чапек произвел очень интересную попытку определить поверхностное натяжение протоплазмы у некоторых растительных клеток, но еще сомнительно, можно ли признать эту попытку во всех отношениях удачной. Примыкая по взглядам к И. Траубе, Чапек при своих экспериментах с некоторыми растительными клетками находил, что изокапиллярные (т. е. имеющие одно и то же поверхностное натяжение на границе с воздухом) водные растворы различных веществ в равной степени повреждают полупроницаемую оболочку клетки и допускают вследствие этого выход некоторых растворенных в протоплазме веществ. Первые следы такого экзосмоза Чапек замечает в растворах, которые на границе с воздухом имеют $\alpha=5{,}237$ мг/мм. Он заключает отсюда, что и протоплазма должна иметь такое же поверхностное натяжение на границе с воздухом. Если величины натяжения двух жидкостей на границе с воздухом ($\alpha_1$ и $\alpha_2$) известны, то обычно принимают, что поверхностное натяжение на границе между этими двумя жидкостями $\alpha_{1\cdot2}=\alpha_1-\alpha_2$. Так как поверхностное натяжение вода—воздух $=7{,}6$ мг/мм, то поверхностное натяжение вода—плазма должно быть $7{,}6-5{,}2=2{,}4$ мг/мм.

Против всего этого рассуждения можно многое возразить.

1. При своих экспериментах Чапек оставил без внимания время реакции, хотя только при одинаковом времени реакции воздействие двух изокапиллярных растворов может быть признано действительно одинаковым; в противном случае можно получить, пожалуй, качественные, но во всяком случае не количественные результаты.

2. Соотношение между поверхностным натяжением и экзосмосом может оказаться и сложной природы. Можно, напр., предположить, что поверхность протоплазмы с натяжением $\alpha$, чтобы быть поврежденной, требует воздействия батотонной жидкости с натяжением $\frac{\alpha}{n}$ или $\alpha-n$; тогда для натяжения плазма—воздух придется принять более высокую, а для натяжения плазма—вода—более низкую величину.

3. Никоим образом не допустимо вычислять поверхностное натяжение на границе между двумя жидкостями из разницы их поверхностных натяжений с воздухом, в особенности в том случае, если обе жидкости смешиваются друг с другом (см. Хвольсон, Руководство по физике, т. I, глава 4, § 8). Так, для воды—воздуха $\alpha=7{,}6$; для воздуха—этилового эфира $\alpha_2=1{,}65$; а для воды—этилового эфира только 0,97, а вовсе не $\alpha_1-\alpha_2=6$.

4. И это главное. Мы не имеем никаких оснований думать, что поверхностное натяжение плазмы у различных клеток имеет одну и ту же величину. Если по Чапеку «поверхностное натяжение плазмы, насколько мы можем судить по нашим опытам, является гораздо более постоянным, чем даже осмотическое

[1] См. классическое изображение Polystomella strigilata F. et M. у М. Шульце, где филоподии, однако, представлены укороченными (Bronn's Klassen und Ordnungen, Bd. 1, Taf. 11).

давление внутри клеток» (стр. 54), то он, очевидно, имеет в виду только растительные клетки с целлюлезной оболочкой, которые он сам исследовал и которые во многих отношениях очень сходны между собой. Было бы, конечно, большой ошибкой обобщать это положение и применять его, напр., к подвижным амебообразным клеткам. Если мы в настоящее время хотим что-либо понять в явлениях движения, то мы прежде всего должны допустить, что поверхностное натяжение здесь может сильно изменяться под влиянием адсорбции или электрических изменений. Возможно ли допустить, чтобы сократимое мускульное волокно или проводящий раздражение нерв имели то же самое поверхностное натяжение, как защищенная целлюлезной оболочкой неподвижная растительная клетка? По механическим законам из всех составных частей протоплазмы поверхностное положение должно занять то вещество, которое имеет наименьшее поверхностное натяжение на границе с водой. А Бете хочет заставить нас поверить, что это вещество во всех живых клетках одно и то же и что в составе никакой протоплазмы не присутствует вещество, которого $\alpha$ ниже 2 мг/мм². Почему ему представляется «весьма невероятным», что поверхностное натяжение плазма—вода может оказаться в 10 или в 100 раз ниже, чем 2 мг/мм? Разве такое допущение физически невозможно? Нет, теоретически поверхностное натяжение на границе двух жидкостей может даже далеко от критического пункта их смешения приближаться к нулю![1]

Следует даже принять во внимание, что поверхностное натяжение на границе двух жидкостей до настоящего времени еще очень мало изучено: современные физические методы очень неточны и почти не применимы в тех случаях, когда $\alpha$ очень мала. Возможно ли, что именно для случая плазма—вода оказалось таким легким делом точно установить поверхностное натяжение? Теперь мы понимаем, почему в случае филоподии Polystomella вычисление привело нас к невероятному выводу. Вряд ли можно сомневаться, что поверхностное натяжение на конце филоподии близко к 0. Между этой величиной поверхностного натяжения плазмы и той величиной, которую принимают Чапек и Бете (2 мг/мм), мы имеем длинный ряд переходов, и в каждом отдельном случае у нас имеется большой выбор. По имеющимся в настоящее время данным никто не может решить, соответствует ли величина поверхностного натяжения нерва пиявки 2 мг/мм². Поэтому мы не имеем возможности строить ответственные выводы из подобных вычислений. Если при модули эластичности $=10^4$ кг/см² и $\alpha = 2 \cdot 10^{-5}$ кг/см эластичность скелетных фибриллей головки спермия Murex

[1] Freundliah. Kapillarchemie, S, 140.



или Helix, или концевых разветвлений нерва Hirudo достаточна для того, чтобы выдержать поверхностное натяжение на концах, то отсюда можно заключить, что в данном случае моя теория хорошо применима, так как допустить более высокую, чем $2 \cdot 10^{-5}$ кг/см величину поверхностного натяжения плазмы мы не имеем оснований. Но если при вычислении мы приходим к слишком высокой модули эластичности для скелетных фибриллей, то мы всегда (как в филоподиях корненожек) можем допустить, что в данном случае поверхностное натяжение значительно ниже. И такое допущение в настоящее время никто опровергать не может. В нашем сложном вопросе еще слишком преждевременно выступать с математическими подсчетами.

Таким образом, мы видим, что попытка Бете опровергнуть применимость моей теории к объяснению формы нейрона и ресниц, соотв. жгутов, не удалась. Так как принципиальные основы моей теории, как показано выше, признаются и Бете, то горячность его протеста против применения этой теории к некоторым специальным случаям объясняется лишь тем, что он желает доказать высокую функцию этих фибриллей как проводящих элементов. Против того взгляда, что нервным фибриллям принадлежит проводящая функция, высказывался в особенности Р. Гольдшмидт. Что же до меня, то я вовсе не касался вопроса о проведении нервного раздражения. В первой части моих исследований о форме клетки я писал следующее: «Фибрилли часто рассматриваются как проводники нервного тока, и это, конечно, может быть их главной функцией, между тем как формативная функция окажется второстепенной. В этом случае при построении теории нервного тока следует принять во внимание, что раздражение проводится по твердым проводникам—фибриллям или что эти проводники состоят из гидрожела».

Какие физико-химические изменения в нервах могут считаться причиной проведения нервного раздражения, об этом мы знаем очень мало определенного. Одна из наиболее современных теорий связывает распространение нервного раздражения с диффузией неорганических ионов в нервных волокнах. В этой форме московский физик Лазарев[1] объединяет вместе лёбовский и нернстовский законы. Было показано, что при известных условиях диффузия неорганических ионов имеет приблизительно ту же скорость и тот же температурный коэфициент, как распространение раздражения по нерву. Согласно этой теории лишь те составные части нерва могут считаться специально проводящими, в которых скорость диффузии наибольшая. Но столь

[1] Pflüger's Archiv, Bd. 135, 1910, Biologische Zeitschrift, Bd. 2, 1911.

быстрые процессы диффузии до сих пор мало исследованы, и пока мы еще не можем определить, сами ли фибрилли, или перифибриллярная, жидкость, или наконец тонкий (вероятно полупроницаемый) слой перифибриллярной жидкости на границе с фибриллями проводят нервное раздражение. Это все еще остается открытым вопросом. Но в нашем случае нам вовсе не надо решать этого вопроса. Примем ли мы вместе с Апати и Бете, что именно нервные фибрилли проводят раздражение, или присоединимся к Леноссеку и Гольдшмидту, полагающим, что проводящая функция принадлежит исключительно перифибриллярной субстанции, но огромная важность нервных фибриллей как скелетных элементов при всяком решении остается несомненной. Ведь и Бете хорошо понимает, что нервные фибрилли, которые по его мнению идут иногда непрерывно через все тело, соединяя чувствительные клетки с мускульными, являются твердыми скелетными элементами. Он думает только, как мы видели, что в нервах имеются и другие скелетные элементы. Бете хочет снизить значение опорной функции по сравнению с проводящей. Некоторое пренебрежение к опорной функции звучит в приводимой им аналогии: «Ведь не сомневаемся же мы в том, что и проволока висячей электрической лампы проводит ток только потому, что проволока, кроме того, несет на себе тяжесть лампы».

Эта аналогия кажется мне совсем неудачной. Если Р. Гольдшмидт думает, что нервные фибрилли представляют собой не что иное, как опорные элементы, то он вовсе не подразумевает под этим, что нервные фибрилли служат здесь только для того, чтобы нести тяжесть висящего на нерве мускула. Он думает только, что здесь проводником нервного раздражения является жидкая перифибриллярная субстанция, а нервные фибрилли определяют форму этого проводника.

Мы можем для нашей электрической лампы изготовить и жидкий проводник, если мы включим ее в цепь при помощи стеклянной трубки, наполненной ртутью. В этом случае обе функции— опорная (стеклянной трубки) и проводящая (ртути)—окажутся разделенными, и нам станет ясно, как необычайно важна опорная функция.

В медной проволоке обе функции соединены. Но и здесь недостаточно иметь проволоку в 600 километров: чтобы телефонировать из Москвы в Петербург, мы должны еще укрепить эту проволоку другими опорными элементами в определенном направлении. Пусть нервные фибрилли действительно проводят раздражение, но проводить раздражение в определенном направлении они могут только потому, что они имеют еще и другое свойство, а именно то, что они не жидкие, а твердые. Жидкая протоплазма амебы может ведь также проводить раздражение, но одновременно по всем направлениям; поэтому-то мы и находим здесь лишь немного рефлекторных движений. Только у таких организмов, у которых имеются нервные клетки с твердыми скелетами (фибриллями), мы можем ожидать наличие разнообразных врожденных безусловных рефлексов. Весьма вероятно, что именно в связи с последними и возникли определенные наследуемые твердые нейрофибрилли. Возьмем какой-нибудь сложный инстинкт, напр. инстинкт осы пелопея отыскивать паука, укалывать его определенным образом и относить в гнездо. Весь этот ряд сложных действий, который является точно унаследованным, станет нам понятен лишь в том случае, если мы допустим наличие в нервной системе серии определенных твердых скелетных структур: в жидкости или в коллоидном соле постоянство таких цепей явлений было бы совершенно необъяснимым. И если постоянство этих сложных связанных между собою актов поведения обусловливается именно твердыми нервными фибриллями, то высокое значение этих структур нам станет очевидным даже при том допущении, что нервное раздражение передается не через саму фибриллю, а через перифибриллярное вещество.



Что мы можем сказать о морфологических основах памяти? След воспоминания, который у человека может оставаться в скрытом состоянии порой многие годы, можно представить себе лишь в двух формах: или в форме каких-либо химических изменений в нервной системе—но в таком случае вряд ли можно было бы представить себе определенную локализацию, высокую специфичность и прочность этих химических следов воспоминания; или же, что представляется мне гораздо более вероятным, путем возникновения определенного твердого скелетного элемента—отрезка нервной фибрилли в месте предварительной плазматической связи между двумя соседними нейронами. До тех пор пока эта вновь образовавшаяся твердая связующая ниточка противостоит разрушительным механическим и химическим влияниям, в нашей памяти остается прочный след. Таким образом, если мы будем рассматривать нервные фибрилли как твердые скелетные образования, они могут являться для нас носителями порядка в нервной деятельности, носителями всех рефлексов, инстинктов и даже памяти (привычки).

Принизится ли заметно в наших глазах значение этих твердых нервных фибриллей, если когда-нибудь будет доказано, что соответствующая передаче нервного раздражения диффузия ионов происходит не в самой фибрилле, а на ее поверхности— в перифибриллярной субстанции?

На примере амебы мы видели, что передача нервного раздражения может происходить и в таких сортах протоплазмы, которые являются чистыми легкоподвижными солами и лишены

каких-либо состоящих из жела скелетов. Но во всех случаях, где мы встречаемся с усовершенствованием нервной деятельности и находим более или менее сложные унаследованные рефлексы, инстинкты и память, мы должны открыть в клетках состоящие из жела скелеты определенной формы, переводящие неупорядоченные процессы передачи нервного возбуждения в упорядоченные. То же самое мы должны сказать и об остальных функциях клетки. Комочек жидкой легкоподвижной или более или менее вязкой протоплазмы может при изменении поверхностного натяжения передвигаться различным образом; но только наличие твердых состоящих из жела скелетов может переводить неупорядоченные движения протоплазмы в упорядоченное движение мерцательных и мускульных клеток. Состоящая из одних солов протоплазма амебы способна переваривать, дышать и выделять секреты, но в кишечных и почечных клетках, так же как и в красных кровяных клетках, мы находим состоящие из жела скелеты, которые обусловливают определенную форму клеток и совершенствуют их функцию. А если далее мы рассмотрим явление наследственности у организмов, которое, по всей вероятности, стоит в связи со сложными обладающими постоянной формой хромосомами, а может быть также и с митохондриями, то мы должны будем и в этом отношении признать высокое значение твердых скелетов.

Можно представить себе существование таких организмов, которые состоят только из солов и тем не менее живут, т. е. питаются, растут, дышат и при раздражении двигаются. Но такие организмы, по моему мнению, нам неизвестны, так как бактерии имеют твердые оболочки и жгуты определенной формы, а у амеб обнаружены митозы с определенными ядерными скелетами.

Прогрессивная эволюция организмов совершается отчасти путем постепенного осложнения химического состава их, но в первую очередь путем развития постоянных все более и более осложняющихся наследственных состоящих из твердого жела скелетов.

## VI. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ РЯД КАТИОНОВ[1]

Недавно в работе, напечатанной в Archiv für Zellforschung[2], я описал действие различных солевых растворов на жизнеспособность и сократимость морской инфузории Zoothamnium alternans. Так как этот объект во многих отношениях является очень удобным для различных в особенности физико-химических экспериментов, я и после этого продолжал мои исследования[3]. Чтобы получить более точные цифровые данные, которые могли бы иметь значение для большого вопроса о физиологическом действии ионов, я должен был несколько усовершенствовать свою методику исследования. За последнее время физиологическое действие различных анионов и катионов было исследовано многими авторами, частью с противоречивыми результатами. Прежде всего Рингер, изучая мускульную деятельность, показал, что физиологический раствор для того, чтобы заменить нормальную кровяную жидкость, должен иметь не только то же осмотическое давление, но и тот же ионный состав (Na, K, Ca). Курт Гербст установил, что для развития яиц морского ежа в личинок совершенно необходимо наличие в воде Na, K, Ca, Mg, Cl, $SO_4$, $HCO_3$ и OH, причем катионы и анионы каждого рода оказывают здесь специфическое действие. Разнообразные жизненные процессы были изучены в этом отношении Ж. Лёбом: развитие яиц и эмбрионов рыбы Fundulus, сокращение зонтика медуз, возбуждение мускулов и нервов, цитолиз яиц морского ежа и т. д.; повсюду автор наблюдал ядовитое действие чистых растворов NaCl и их обезвреживание ионами кальция и некоторых других катионов. За этими прокладывающими новые пути открытиями последовали в течение последних де-

[1] Опубликовано только на немецком языке «Über eine physiologische Kationenreihe», Pflüger's Archiv für die ges. Physiologie, Bd. 149, p. 327—363, 1912.

[2] «Исследования о форме клеток», часть III см. стр. 263 настоящего сборника.

[3] Изложение результатов, полученных в вышеуказанной работе, здесь опускается. (*Примеч. к наст. изданию.*)

сяти лет многочисленные исследования различных авторов, которые пытались выяснить вопрос о физиологическом действии ионов в трех разных направлениях. Некоторые авторы, следуя примеру Курта Гербста, изучали специфическую роль отдельных ионов (в особенности Ca, Mg, K и т. д.) при известных жизненных процессах. Другие изучали случаи открытого Лёбом антагонизма между токсическими и антитоксическими ионами, и наконец некоторые пытались расположить различные ионы по их физиологическому действию в закономерные ряды. Эти работы поставили вне сомнения высокое значение ионов для большинства физиологических процессов; но что касается подробностей, то здесь полученные до сих пор результаты отнюдь не являются согласованными. Тем не менее уже и теперь нет недостатка в попытках объединить полученные данные общей теоретической основой и в особенности связать их с современными физико-химическими воззрениями. Так, прежде всего сам Жак Лёб высказал предположение, что установленный им антагонизм ионов соответствует большому физико-химическому различию между одно-, дву- и трехвалетными ионами. Этому исследователю мы обязаны также тем взглядом, что в основе всех описываемых здесь явлений лежит взаимоотношение между неорганическими ионами и коллоидами протоплазмы. Эта мысль выдвигается и развивается далее в особенности в работах Р. Гебера, который ставит эти физиологические процессы в параллель с выпадением известных коллоидов под влиянием соответствующих ионов. Дальнейшее обобщение мы находим у Мэтьюс, согласно которому ряд сравнительно физиологического действия различных ионов (в особенности ядовитого действия ионов тяжелых металлов на развитие яиц Fundulus) во всех подробностях совпадает с рядом по электролитическому давлению растворения. Этот взгляд особенно углубляет И. Траубе. По мнению этого исследователя число молекул соотв. ионов определяет только часть физико-химических свойств растворов. Осмотическое давление по Траубе является лишь «фактором емкости» и обусловливается «числом растворенных частиц, которые мы предполагаем одинаковыми»; а «фактор интенсивности», т. е. «давление, которое оказывает на всю систему раствора сумма всех растворенных частиц вещества», Траубе[1] называет «давлением сцепления» (Haftdruck).

«Давление сцепления» определяется прежде всего путем измерения поверхностного натяжения изомолекулярных растворов. Рядам различных анионов и катионов, которые расположены по определенному таким образом давлению сцепления,

[1] J. Traube, Der Haftdruck, Verhandl. d. deutsch. physik. Gesellsch. Bd. 10, P. 885, 1908.



соответствуют ряды тех же ионов по их давлению растворения, по сжимаемости, по коэфициентам дифузии, по внутреннему трению, а также по влиянию на различные физиологические процессы.

Из сказанного следует, что в наше время действительно заслуживает интереса изучать физиологическое действие различных ионов в изомолекулярных растворах, в особенности в том случае, если можно получить более или менее точные достоверные числовые данные. До сих пор это удавалось лишь для очень немногих физиологических процессов, и часто физиологи ограничивались констатированием того факта, что одни ионы обнаруживают более сильное физиологическое действие, чем другие. Далее существенно важно изучать такие физиологические процессы, в которых ионные растворы действуют непосредственно на протоплазму отдельных клеток, а не на сложные органы и ткани, так как в таком случае действие растворов может оказаться осложненным. Объект моих исследований (стебелек Zoothamnium alternans) удовлетворяет обоим этим условиям. Растворы действуют здесь непосредственно на клетку; что же касается точности получаемых мною величин, то я опишу подробно методику моих исследований.

Для каждого опыта я беру некоторое число цельных колоний Z. alternans в морской воде. Я приготовляю 50 см$^3$ солевого раствора, действие которого собираюсь изучить; обычно я беру для опыта 0,5 m[1] растворы солей, молекула которых распадается в растворе на 2 иона (как NaCl), и 0,4 m растворы таких солей, молекула которых распадается на 3 иона (как $CaCl_2$). Все эти растворы не точно изосмотичны между собой и все несколько гипотоничны по сравнению с морской водой. В моей предшествующей работе я установил, что зоотамнии прекрасно переносят некоторое изменение, в особенности понижение осмотического давления, и очень хорошо живут более суток в морской воде, разбавленной наполовину дестиллированной водой. Пять стеклянных чашечек наполнялись каждая приблизительно 10 см$^3$ приготовленного раствора. Я вынимаю пипеткой колонии из морской воды и переношу их в первую чашечку, отмечая время в минутах. После быстрого перемешивания при помощи другой чистой пипетки я переношу колонии в другую чашечку и т. д. Я считаю, что после пяти таких обмываний объекты находятся уже в чистом растворе. Промывание должно производиться быстро, и через 5—7 мин. я рассматриваю колонии уже на предметном стекле, покрыв покровным, под которое подложены мелкие обломки покровного стекла. Под препаровальной лупой быстро зарисовывается положение каждой от-

[1] Здесь, как и далее, m означает одну граммолекулу на литр.

дельной колонии и каждой дается определенный номер. Я обследую непрерывно состояние колоний при сильном увеличении микроскопа, возвращаясь к каждой через несколько минут, чтобы не пропустить момента «распада киноплазмы на капли». Этот момент—распад киноплазмы—очень важен для моих исследований. Во многих случаях почти невозможно установить точно момент смерти организма или клетки, так как при умирании различные жизненные процессы останавливаются не одновременно и в разное время расстраиваются. Здесь же вместо смерти я выбираю совершенно определенный легко уловимый процесс, который приводит к полному параличу стебелька.

В живом стебельке киноплазма имеет вид непрерывного столбика. При сокращении (вследствие повышения поверхностного натяжения) этот жидкий столбик становится короче и толще, а благодаря определяющему форму действию эластического скелета он закручивается при этом спиралью. При расслаблении стебелька (вследствие уменьшения поверхностного натяжения) стебелек снова выпрямляется и вытягивается. При отмирании столбик киноплазмы сокращается особенно сильно, и это состояние я называю «присмертной контракцией», которая в противоположность обычному сокращению представляет собою необратимую реакцию. По всей вероятности, поверхностное натяжение киноплазмы здесь очень сильно и притом ненормально повышается. Через несколько мгновений после такой присмертной контракции столбик киноплазмы сразу распадается на ряд капель (рис. 2, стр. 270); повидимому здесь снова резко повышается поверхностное натяжение. Сократившийся перед этим стебелек внезапно совершенно выпрямляется и после этого очевидно остается уже неизменным. По всей вероятности, коллоиды киноплазмы при этом необратимо свертываются.

Обычно это распадение киноплазмы происходит весьма быстро и не представляет затруднений этот момент определить в минутах. Лишь в некоторых особых условиях (напр., при действии таких анионов, как $SO_4$ и др.) распадение киноплазмы на капли замедляется и может даже совсем задержаться.

Очень важно иметь для растворов хорошо приготовленную дестиллированную воду. Обычно я употреблял воду двойной дестиллировки, которая второй раз дестиллировалась в стеклянном аппарате, но ее электропроводность я, к сожалению, не мог определять. Реактивы я получал в большинстве случаев от Мерка (Дармштадт) или Кальбаума (Берлин). Обычно это были соли «pro analysi», частью с удостоверением о чистоте. Само собою разумеется, что при мытье посуды требуется исключительная чистота; эта часть работы брала самую большую часть моего времени.



Ниже будет показано, что температура оказывает большое влияние на время реакции. К сожалению, не представлялось возможным проводить весь эксперимент в термостате. Я обычно записывал температуру воздуха, температуру основного раствора и раствора в последней промывной чашечке; разница между этими тремя температурами колебалась в пределах от 0,5° до 1° С; я брал среднюю величину.

Как и во всех других физиологических экспериментах, и здесь нельзя избежать индивидуальных колебаний. Нет двух во всех отношениях одинаковых клеток, нет двух одинаковых колоний Zoothamnium. Одна колония моложе другой, менее упитана или утомлена предшествующей деятельностью. Даже по своему внешнему виду стебельки очень различны: то более, то менее толсты, с многочисленными или немногими боковыми ветвями, то с прозрачной, то с сильно зернистой текоплазмой. Уже благодаря неодинаковой толщине столбика киноплазмы поверхностное натяжение не может быть во всех случаях одним и тем же. Полупроницаемая текоплазма также может обладать разной толщиной, а потому и полупроницаемость ее может изменяться. Вследствие этого в каждом эксперименте для отдельных колоний получаются несколько различные данные и приходится пользоваться средней цифрой и наблюдать в каждом опыте возможно большее число колоний. Это уже неизбежный недостаток всякого физиологического эксперимента, так как организмы и клетки не бывают и не могут быть одинаковыми.

## I. ДЕЙСТВИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ЭЛЕКТРОЛИТОВ НА ЖИЗНЕННОСТЬ СТЕБЕЛЬКА ZOOTHAMNIUM

### 1. Хлористый калий

В третьей части моих «Исследований о форме клетки» я мог сообщить о действии 0,5 m KCl только то, что оно почти не отличается от действия 0,5 m NaCl: колонии выживают в этих растворах лишь ок. 20 мин., а затем киноплазма распадается на капли. Когда зимой 1911 года я повторил эти эксперименты в Виллафранке, я был изумлен тем, что у меня получались гораздо более высокие цифры. Однако объяснение такому расхождению результатов было вскоре найдено в разнице температур. После этого я поставил ряд экспериментов со специальною целью выяснить влияние температуры на скорость реакции.

При рассмотрении табл. I можно, пожалуй, найти, что в некоторых экспериментах полученные в опыте для отдельных колоний цифры варьируют в слишком широких границах и что вследствие этого вычисление средних является искусственным.

Таблица 1

**Действие 0,5 m растворов KCl ***

| № эксперимента | Температура (в ° С) | Число колоний | Время до распадения киноплазмы на капли в минутах | | $\nu$ |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | для отдельных колоний | среднее | |
| 1 | 14—15 | 13 | 24, 32, 32, 34, 34, 38, 38, 39, 40, 41, 42, 42, 50 | 37 | 9,6 |
| 2 | 14—15 | 9 | 16, 22, 25, 25, 32, 32, 38, 40, 70 | 35 | 10,3 |
| 3 | 14—15 | 5 | 34, 34, 34, 34, 34 | 34 | 10,6 |
| 4 | 15 | 16 | 25, 25, 25, 30, 30, 30, 30, 30, 33, 39, 39, 39, 39, 42, 42, 45 | 34 | 10,6 |
| 5 | 17,5 | 8 | 15, 19, 21, 21, 23, 26, 31, 35 | 25 | 14,4 |
| 6 | 18 | 8 | 20, 23, 23, 23, 24, 26, 28, 35 | 24 | 15,0 |
| 7 | 18 | 12 | 18, 19, 19, 20, 20, 21, 21, 22, 22, 23, 24, 25 | 21 | 17,1 |
| 8 | 19 | 14 | 18, 20, 20, 20, 22, 24, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 29, 38 | 25 | 14,4 |
| 9 | 19 | 10 | 13, 13, 16, 18, 19, 21, 22, 25, 28, 29 | 20,4 | 17,6 |
| 10 | 19,5 | 5 | 14, 14, 20, 24, 30 | 20,4 | 17,6 |
| 11 | 20,5 | 9 | 14, 15, 15, 18, 19, 20, 20, 20, 22 | 19 | 19,0 |
| 12 | 21 | 19 | 11, 11, 13, 14, 15, 16, 16, 16, 17, 18, 19, 21, 21, 22, 22, 22, 23, 23, 24 | 18 | 20,0 |
| 13 | 22 | 20 | 11, 13, 13, 14, 15, 15, 15, 15, 15, 15, 16, 16, 16, 17, 18, 19, 21, 21, 22, 22, 22, 23, 23, 24 | 17,5 | 20,6 |
| 14 | 23 | 12 | 11, 12, 14, 16, 16, 18, 20, 21, 21, 22, 22, 28 | 18,5 | 19,5 |
| 15 | 23 | 13 | 15, 15, 15, 17, 17, 18, 18, 18, 18, 19, 20, 24, 26 | 18,5 | 19,5 |

* В этой таблице, так же как и во всех следующих, была в качестве произвольной единицы ($\nu = 1$) выбрана такая скорость реакции, при которой скорость распадения киноплазмы = 6 часам, т. е. 360 минутам. Если эту величину принять за единицу, то в эксперименте № 12, в котором киноплазма колоний распадается в среднем через 18 мин., средняя скорость реакции окажется равной $\frac{360}{18} = 20$.



Так, в эксперименте № 2 минимальная величина 16, а максимальная 70. Следует однако отметить, что названный эксперимент в этом отношении представляет исключение. Если из каждого ряда исключить самую высокую и самую низкую цифры, как случайные отступления, то остальная часть ряда окажется гораздо более однородной, а среднее почти не изменится. Отсюда следует, что мы действительно имеем право работать со средними величинами[1].

Таблица 2

**Действие 0,5 m растворов NaCl**

| № эксперимента | Температура (в ° С) | Число колоний | Время до распадения киноплазмы на капли в минутах | | $\nu$ |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | для отдельных колоний | среднее | |
| 16 | 13 | 18 | 22, 30, 32, 35, 37, 40, 45, 45, 45, 45, 50, 58, 66, 70, 70, 70, 70, 70 | 50 | 7,2 |
| 17 | 13 | 13 | 35, 35, 35, 40, 42, 42, 43, 43, 47, 60, 60, 60, 70 | 48 | 7,5 |
| 18 | 15 | 16 | 23, 24, 25, 30, 32, 35, 35, 45, 45, 45, 50, 60, 70, 80, 80, 80 | 42 | 8,5 |
| 19 | 17,5 | 9 | 15, 24, 25, 31, 36, 36, 36, 39, 43 | 32 | 11,3 |
| 20 | 19,5 | 6 | 22, 24, 25, 29, 31, 33 | 27 | 13,3 |
| 21 | 20 | 7 | 20, 21, 21, 24, 27, 32, 39 | 26 | 13,8 |
| 22 | 20,5 | 10 | 19, 20, 21, 23, 24, 25, 29, 29, 35, 45 | 27 | 13,3 |
| 23 | 22,5 | 15 | 14, 14, 16, 16, 16, 17, 17, 17, 18, 19, 20, 20, 22, 26, 27 | 18,5 | 19,5 |

В экспериментах 16, 17 и 18 некоторые небольшие, очевидно, молодые колонии остались живыми до окончания наблюдения (70—80 мин.); таким образом среднее для этих опытов должно быть несколько повышено.

[1] В этой работе я к сожалению еще не прибегал к биометрическому методу, который оказывает такие существенные услуги во всех подобных физиологических экспериментах. Если, однако, для каждого ряда вычислить среднее с вероятной ошибкой, то по крайней мере во всех тех случаях, где число колоний было взято не менее десяти, ошибки окажутся невелики, и при сопоставлении данных для различных температур разницы окажутся вполне реальными. (*Прим. к настоящему изданию.*)

При сопоставлении собранных в табл. 1 результатов отчетливо выявляется, что повышение температуры сопровождается ускорением реакции, причем при повышении температуры на 8—9° С скорость реакции поднимается с 9,6 до 19,5, т. е. более чем удваивается. Со времени классических исследований фант Гофа мы знаем, что такая зависимость скорости реакции от температуры имеет место при всех химических реакциях: при повышении температуры на каждые 10° скорость реакции возрастает вдвое или втрое ($Q_{10} = 2—3$). В особенности за последнее десятилетие это правило «температурного ускорения реакции» («R. G. T. Regel» немецких авторов) было констатировано для многих биологических процессов, а также и в коллоидной химии.

## 2. Хлористый натрий

Как для KCl, так и для NaCl я вначале не обращал внимания на влияние температуры. Я мог только установить, что 0,5 раствор NaCl убивает стебелек Zoothamnium в 15—26 мин. Значительное расхождение этих цифр объясняется, по крайней мере отчасти, влиянием температуры.

Отсюда видно, что и для действия растворов NaCl вполне приложимо правило фант Гофа. Разнице в 9,5° С соответствует повышение скорости реакции в $\frac{19{,}5}{7{,}2} = 2{,}7$ раза.

На рис. 1 из данных табл. 1 и 2 построены кривые, причем на абсциссе отложены температуры, а на ординатах отмечены соответствующие скорости реакции. Ясно видно, что для всех температур скорость реакции в KCl выше, чем в NaCl. Отсюда следует, что для стебелька Zoothamnium хлористый калий ядовитее хлористого натрия.

## 3. Хлориды одновалентных ионов

Действие этих хлоридов я изучал отчасти в то время, когда я, работая зимой, не мог получать в лаборатории более высокой температуры; кроме того в моем распоряжении были лишь малые количества RbCl и CsCl. Поэтому для этих хлоридов я не рисую температурных кривых, хотя влияние температуры ясно видно уже из немногих поставленных опытов.

В моей предшествующей работе я вообще не исследовал действия RbCl и CsCl, а для $NH_4Cl$, не учитывая влияния температуры, нашел приблизительно такое же действие, как для NaCl. Что касается LiCl, я, к своему удивлению, получил значительно более высокие цифры, чем для KCl, NaCl и $NH_4Cl$. Тем не менее я решил, что хлориды всех четырех одновалентных



катионов образуют одну общую группу ядовитых электролитов и думал, что исключительные цифры для LiCl объясняются, вероятно, недостаточной чистотою находившейся в моем распоряжении соли. Но теперь мне ясно, что вместо однородной группы мы имеем здесь ряд электролитов различной токсичности. Между раствором KCl, который при 20,5° убивает зоотамниев

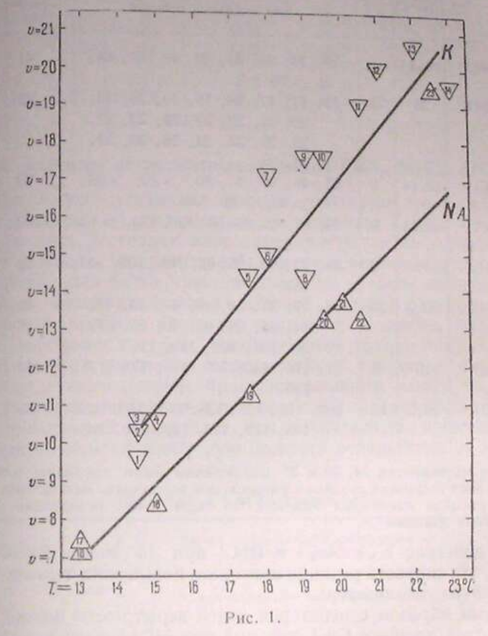



Рис. 1.

в 19 минут, и раствором LiCl, который при той же температуре приводит к такому же результату лишь через 155 мин., расстояние очень велико. Это расстояние заполнено рядом RbCl, NaCl, CsCl и $NH_4Cl$, токсичность которых постепенно падает. К сожалению, мои эксперименты с 0,5 m растворами недостаточно многочисленны, чтобы сравнивать действие этих солей при одинаковых температурах. Я в особенности сожалею, что мне не удалось поставить опыта с CsCl при температуре около 21° С. Но, срав-

Таблица 3

**Действие 0,5 m RbCl, CsCl, $NH_4Cl$, LiCl**

| № опыта | Соли | Температура (в °С) | Число колоний | Время до распадения киноплазмы на капли в минутах | | $\nu$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | для отдельных колоний | среднее | |
| 24 | RbCl | ок.14 | 9 | 28, 28, 38, 41, 42, 46, 53, 68, >76 | 47 | 7,7 |
| 25 | RbCl | 21 | 24 | 17, 17, 17, 18, 19, 20, 20, 20, 20, 22, 22, 22, 22, 22, 22, 22, 22, 24, 24, 26, 30, 33, 34, 34 | 23 | 15,6 |
| 26 | CsCl | ок.14 | 9 | 45, 45, 70, 74, 80, >80, >80, >80, >80 | > 70 | < 5,1 |
| 27 | CsCl | ок.14 | 9 | 65, 65, 65, 85, 98, 120, 130, >130, >130 | >100 | < 3,6 |
| 28 | $NH_4Cl$ | 19 | 9 | 35, 57, 69, 95, 95, 105, 105, 140, 150 | 95 | 3,8 |
| 29 | $NH_4Cl$ | 22,3 | 20 | 19, 27, 27, 30, 40, 40, 40, 42, 44, 60, 60, 60, 70, 85, 87, 90, 105, 105, 112, 125 | 63 | 5,7 |
| 30 | LiCl | 19 | 8 | 77, 110, 140, 140, 140, 175, 175, 190 | 143 | 2,5 |
| 31 | LiCl | 20,5 | 13 | 105, 125, 125, 125, 140, 140, 166, 175, 177, 177, 185, 190, 195 | 155 | 2,3 |

В экспериментах 24, 26 и 27 наблюдения были прерваны раньше, чем во всех колониях столбики киноплазмы распались. Вследствие этого время распада некоторых колоний не было точно определено, что и обозначено знаками >.

нивая действие KCl, NaCl и RbCl при 14° и при 21° С, мы видим, что скорость реакции при таком повышении температуры на 7° почти удваивается[1].

Таким образом с некоторой долей вероятности можно принять, что в растворе CsCl, который при 14° убивает зоотамниев в 70—100 мин. ($\nu$=5,1—3,6), скорость реакции при 21° приблизительно удвоится и дойдет до 7,2, что соответствует около 50 мин. Если мы предположительно примем подобное вычисление, то для ряда одновалентных катионов получим такие цифры:

[1] А именно для KCl при 14—15° $\nu$=9,6—10,6, при 21° =20 (опыты 1, 2, 3 и 12); для NaCl при 13° $\nu$=7,2—7,5, при 20—20,5°=13,3—13,8; для RbCl при 14° $\nu$=7,7, при 21° $\nu$=15,6.



Таблица 4

**Сравнительное действие хлоридов одновалентных катионов**

| № опыта | Хлориды | Скорость реакции | Температура (в °С) |
|---|---|---|---|
| 11 | K | 19,0 | 20,5 |
| 25 | Rb | 15,6 | 21,0 |
| 22 | Na | 13,3 | 20,5 |
| — | Cs | ок. 7,2 | (21,0) вычислено |
| 29 | $NH_4$ | 5,7 | 22,3 |
| 31 | Li | 2,3 | 20,5 |

## 4. Хлориды двувалентных катионов $CaCl_2$, $MgCl_2$, $SrCl_2$

Как я уже установил раньше, растворы $CaCl_2$ и $MgCl_2$ мало ядовиты для зоотамниев. В особенности Z. mucedo может жить в этих растворах много дней почти так же хорошо, как в морской воде. Что касается Z. alternans, то большинство колоний этого вида более чувствительно, но и здесь наблюдаются большие индивидуальные колебания: почти в каждом опыте отдельные колонии остаются живыми в то время, когда все остальные давно погибли. Поэтому очень трудно получить для действия этих растворов точные цифры, тем более что здесь благодаря значительной продолжительности опыта является препятствием невозможность кормления и трудность обеспечить правильный обмен газов. Эти обстоятельства в достаточной степени объясняют некоторую пестроту результатов. А так как

Таблица 5

**Действие 0,4 m растворов $CaCl_2$**

| № опыта | Температура (в °С) | Число колоний | Время до распадения киноплазмы на капли в минутах | | $\nu$ |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | для отдельных колоний | среднее | |
| 32 | 19 | 16 | 160, 200, 200, 200, 200, 200, 200, 200, 200, 270, 270, 270, 270, 270, 360, 500 | 250 | 1,6 |
| 33 | 19 | 22 | 90, 110, 140, 145, 175, 175, 195, 215, 225, 235, 235, 235, 300, 300, 300, 300, 410, 410, 410, 410, 435, 445 | 268 | 1,3 |
| 34 | Неопр. | 8 | 190, 240, 290, 315, 315, 425, 430, 430 | 317 | 1,1 |

Данные для отдельных колоний закруглены, так как наблюдения производились с более или менее значительными интервалами.

кроме того затягивавшиеся на много часов без перерыва наблюдения были несколько утомительны, то я не хотел терять слишком много времени и труда, чтобы получать такие неточные результаты, тем более, что я имел возможность для установления ряда двувалентных катионов применить другой более точный метод—исследование действия комбинаций электролитов. Вследствие этого я даю здесь цифры только для действия растворов хлористого кальция; приведены только те опыты, которые доведены до конца.

Цифровые результаты, полученные в описываемых трех опытах, хорошо сходятся между собою. В других опытах с действием 0,4 m $CaCl_2$ большинство колоний погибало также в течение рабочего дня (8—10 часов), но некоторые колонии выживали и дольше. Поэтому полученное среднее—215—317 минут можно считать несколько преуменьшенным[1].

Но если даже мы примем здесь скорость реакции=1 (т. е. 360 мин.) или еще меньше, то и при этом разница между действием KCl и LiCl окажется количественной, а не качественной. Разница между ядовитым действием KCl и LiCl (скорости реакции 19 : 2,3) остается все же во много раз больше, чем разница между LiCl и $CaCl_2$ (2,3 : 1). Но и этот промежуток не остается незаполненным. Хотя у меня нет точных данных относительно действия $MgCl_2$ и $SrCl_2$, 0,4 m растворы которых действуют приблизительно так же, как соответствующие растворы $CaCl_2$, но из дальнейших опытов с комбинациями электролитов будет видно, что по своему токсическому (или может быть антитоксическому) действию ионы Sr и Mg помещаются между ионами Li, с одной стороны, и ионами Ca—с другой.

Результаты моих новых исследований над действием чистых изосмотических с морской водой растворов электролитов могут быть формулированы следующим образом. В тот период, когда я исследовал главным образом влияние NaCl и KCl с одной стороны, и $CaCl_2$ и $MgCl_2$, с другой, я мог думать о принципиальном различии между действием ядовитых одновалентных и неядовитых двувалентных катионов. Но после того как были точнее изучены другие одновалентные катионы, в особенности CsCl, LiCl, $NH_4Cl$, противоположение двух этих групп

[1] И для действия $CaCl_2$ температура играет существенную роль. При низких температурах легче удается сохранить стебельки Zoothamnium в $CaCl_2$ долгое время живыми, в особенности в больших количествах раствора. Так 18/IV 1911 я положил несколько колоний Z. alternans в 50 $см^3$ 30,4 m $CaCl_2$ при 15° C. Ночью температура упала до 10° C. На другой день все колонии были еще живы. Даже 20 апреля некоторые колонии были живы, а два экземпляра сокращались даже весь следующий день и киноплазма распалась у них на капли только через 80 часов после начала опыта.



стало невозможным. Теперь KCl, RbCl, NaCl, CsCl, $NH_4Cl$, LiCl, $SrCl_2$, $MgCl_2$ и $CaCl_2$ представляются мне лишь рядом электролитов с постепенно понижающейся ядовитостью. Этот вывод подкрепляется и рядом более многочисленных и более точных экспериментов с действием комбинации электролитов, которые будут описаны в следующей главе.

Кроме названных хлоридов я пытался изучить и некоторые другие: $BeCl_2$ и $AlCl_3$, но неудачно. В изосмотичных с морской водой растворах этих хлоридов зоотамнии сразу погибают. Возможно однако, что сами по себе $BeCl_2$ и $AlCl_3$ неядовиты, но ядовитое действие их растворов вызывается сильно щелочной реакцией. Для решения этого вопроса необходимы дальнейшие, не простые эксперименты, для которых у меня пока не было времени.

## II. ДЕЙСТВИЕ КОМБИНАЦИЙ ЭЛЕКТРОЛИТОВ НА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ СТЕБЕЛЬКА

Уже ранее я показал, что у зоотамния ионы Ca и Mg ослабляют ядовитое действие растворов NaCl и KCl и что это антитоксическое влияние обнаруживают уже минимальные количества $CaCl_2$ или $MgCl_2$, тогда как при повышении концентрации это антитоксическое действие лишь слабо вырастает. На этот раз моей задачей было выяснить, не принадлежит ли подобное же антитоксическое действие и таким слабо ядовитым ионам, как $NH_4$ и Li. Далее представлялось существенным определить пограничные концентрации, при которых обнаруживаются первые следы антитоксического действия, и по возможности для каждого рода катионов получить кривую антитоксического действия различных концентраций, чтобы получить новую опору для установления ряда катионов. Для получения сравнимых данных я в большинстве своих экспериментов в качестве ядовитого раствора брал 0,5 m раствор KCl и при смешении его с антитоксическими растворами заботился о том, чтобы осмотическое давление осталось неизменным, т. е. прибавлял к этому раствору различные количества 0,5 m растворов хлоридов одновалентных катионов или 0,4 m растворы—двувалентных. Что касается обозначений, то напр. 0,25 m KCl+0,2 m $CaCl_2$ обозначает смесь равных частей изосмотических растворов названных хлоридов.

### Антитоксическое действие двувалентных катионов

0,001 m оказалось нижней границей, при которой я мог установить антитоксическое действие ионов Ca по отношению к KCl. По отношению к раствору NaCl, как я установил ранее,

Таблица 6

**Действие смешанных растворов KCl и $CaCl_2$**

| № опыта | Температура (в °С) | Содержание растворов | | Число колоний | Время до распадения киноплазмы на капли в минутах | | ν |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | KCl | $CaCl_2$ | | для отдельных колоний | средн. | |
| 12 | 21 | 0,5 | — | 19 | 11, 11, 13, 14, 15, 16, 16, 16, 17, 18, 19, 21, 21, 22, 22, 22, 23, 23, 24 | 18 | 20 |
| 35 | ок. 20 | 0,5 | 0,001 | 14 | 17, 17, 22, 22, 25, 25, 32, 32, 36, 47, 57, 57, 57, 83 | 38 | 9,5 |
| 36 | 21 | 0,5 | 0,004 | 16 | 15, 20, 20, 22, 23, 23, 24, 25, 29, 29, 37, 67, 67, 75, >120, >120 | ок. 44 | ок. 8,2 |
| 37 | 20 | 0,5 | 0,005 | 20 | 17, 20, 20, 20, 20, 23, 23, 23, 23, 25, 30, 30, 30, 33, 37, 39, 45, 47, 95, 95 | 34 | 10,6 |
| 38 | 19,5 | 0,5 | 0,006 | 18 | 15, 17, 17, 20, 20, 20, 23, 27, 27, 27, 30, 30, 30, 40, 50, 60, 70, 90 | 35 | 10,3 |
| 39 | 20 | 0,5 | 0,007 | 22 | 25, 29, 35, 36, 45, 50, 50, 55, 55, 60, 75, 75, 79, 79, 80, 87, 100 | 76 | 4,7 |
| 40 | 20 | 0,5 | 0,008 | 27 | 40, 50, 50, 50, 50, 50, 50, 50, 61, 70, 70, 70, 75, 80, 80, 80, 97, 100, 102, 110, 110, 110, 121, 123, 130, 130, 135 | 86 | 4,2 |
| 41 | 20 | 0,5 | 0,01 | 25 | 45, 45, 50, 60, 60, 60, 65, 70, 70, 75, 80, 80, 85, 90, 90, 100, 110, 115, 120, 120, 120, 125, 145, 180, 180 | 94 | 3,8 |
| 42 | 20 | 0,45 | 0,03 | 18 | 25, 25, 60, 60, 60, 60, 65, 65, 95, 100, 100, 112, 112, 120, 120, 122, 122, 122, 130 | 87 | 4,1 |
| 43 | 21,5 | 0,44 | 0,06 | 39 | 25, 25, 30, 40, 40, 40, 40, 40, 40, 40, 45, 50, 50, 50, 55, 60, 60, 60, 65, 65, 65, 80, 80, 85, 90, 90, 90, 90, 95, 95, 95, 105, 105, 105, 105, 105, 135, 150, 150 | 75 | 4,8 |
| 44 | неопр. | 0,37 | 0,1 | 10 | 60, 60, 75, 89, 130, 155, 165, >180, >180, >180 | >127 | <2,9 |
| 45 | 19 | 0,25 | 0,2 | 18 | 30, 30, 35, 45, 50, 50, 78, 105, 108, 111, 166, 175, 175, 175, 175, 175, 190, 190 | 114 | 3,1 |



Продолжение таблицы 6

| № опыта | Температура (в °С) | Содержание растворов | | Число колоний | Время до распадения киноплазмы на капли в минутах | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | KCl | $CaCl_2$ | | для отдельных колоний | средн. | |
| 46 | 19 | 0,2 | 0,24 | 25 | 70, 80, 80, 80, 80, 130, 220, 250, 250, 380, 380, 390, кроме того 11 колоний >400 и <1 300 (ок. 600?) | 360 | 1 |
| 47 | 19 | 0,1 | 0,32 | 23 | 40, 70, 120, 140, 1 0, 140, 160, 160, 160, 230, 250, 270, 270, 270, 270, 270, 330, 400, 400, 400, 400, 4 0, 3 колон. >400 | | |
| 48 | 19 | 0,1 | 0,32 | 22 | 6 колон. ок. 200, 18 колон. ок. 300, 4 колонии >400, | ок. 360 | ок. 1 |
| 49 | 20 | 0,1 | 0,32 | 23 | 19 колон. <1 000, 4 колонии ок. 1 200 | | |
| 50 | 19 | 0,01 | 0,4 | 31 | 180, 180, 180, 200, 220, 240, 250, 300, 300, 330, 330, 330, 330, 350, 350, остальные 16 колон. <400, | ок. 360 | ок. 1 |
| 51 | 20 | 0,01 | 0,4 | 18 | 13 колон. <1000, 5 колон. ок. 1200 | | |
| 32 | 19 | — | 0,4 | 16 | 160, 200, 200, 200, 200, 200, 200, 200, 200, 270, 270, 270, 270, 270, 360, 500 | 250 | 1,6 |
| 33 | 19 | — | 0,4 | 22 | 90, 110, 140, 145, 175, 175, 195, 215, 225, 235, 235, 235, 300, 300, 300, 300, 410, 410, 410, 410, 435, 445 | 268 | 1,3 |

уже 0,0005 m $CaCl_2$ оказывает заметное антитоксическое действие, но здесь Са при таком разведении еще не оказывает влияния, может быть потому, что ионы К ядовитее ионов Na.

Бросается в глаза то обстоятельство, что антитоксическое действие ионов Са, особенно при сильных разведениях, в высокой степени варирует у отдельных особей. В опытах 35—39 отдельные колонии оказывались особенно хорошо защищенными благодаря присутствию Са-ионов, в то время как для большинства колоний защищающее действие Са оставалось мало заметным. Иногда можно было с самого начала эксперимента разделить все колонии на две резко обособленные группы: очень

чувствительные к присутствию Са-ионов и совсем нечувствительные. Возможно, что это различие находится в некотором соотношении с возрастом колонии: молодые, более мелкие колонии более прочны. Физико-химическая причина этого явления может лежать в толщине или в коллоидальных особенностях полупроницаемых перепонок.

При повышении концентрации антитоксическое действие Са-ионов сначала (от 0,001 до 0,01 m) повышается очень быстро, затем медленнее, и действие 0,2 m раствора $CaCl_2$ (опыт 45) уже мало отличается от действия 0,01 m раствора (опыт 41). Как я указывал ранее, кривая антитоксического действия Са очень похожа на кривую адсорбции.

Мне представлялось очень интересным, хотя и трудным, выяснить, идет ли понижение ядовитого действия KCl от нарастания количества Са-ионов лишь до известного предела и не является ли чистый раствор $CaCl_2$ снова более ядовитым в сравнении с раствором, который еще содержит следы K? Лишь в последнем случае было бы соблюдено известное правило Лёба, что чистые электролиты ядовитее комбинаций электролитов. Однако соответствующие эксперименты тянутся чересчур долго, чтобы можно было получить точные данные. Я поставил много, частью параллельных, опытов (46—51, 32, 33), чтобы выяснить этот вопрос. Как будто в чистых растворах $CaCl_2$ зоотамнии отмирают несколько раньше, чем при прибавлении 0,01—0,2 m KCl. Но такое заключение еще не может считаться достоверным, и я предпочитаю оставить этот вопрос открытым. Однако такое «антитоксическое» действие K-ионов, если оно вообще существует, очень незначительно.

* * *

Если мы сравним таблицу 7 с предшествующей, мы увидим, что пограничная антитоксическая концентрация Mg-ионов выше, чем ионов Са. 0,001 m $MgCl_2$ не оказывает никакого действия.

В опыте 62 восемь колоний погибли очень рано, а одна колония сохранялась долго (125 мин.); если последнюю откинуть, то в результате опыта получим среднюю скорость $v=21,2$, а для всех 9 колоний $v=12$. Такую же «идиосинкразию» отдельных колоний к Sr мы находим также и в следующих опытах 63—65; в этих случаях средняя величина вычислена с учетом всех колоний, включая исключительные.

И даже действие 0,005 m едва заметно. Только при повышении концентрации $MgCl_2$ до 0,01 m оно становится несомненным, но и в этом случае ионы Mg менее активны, чем ионы Са: присутствие последних в этой концентрации понижает скорость реакции до 3,8 (опыт 41), а ионы Mg—только до 6,3 (опыты 54, 55). Также и по отношению к токсическому действию Na-ионов



Таблица 7

**Действие смешанных растворов KCl и $MgCl_2$**

| № опыта | Температура (в °С) | Содержание растворов | | Число колоний | Время до распадения киноплазмы на капли в минутах | | $v$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | KCl | $MgCl_2$ | | для отдельных колоний | средн. | |
| 52 | неопр. | 0,5 | 0,001 | 8 | 6 колоний <11, 15, 20 | 12 | 30 |
| 53 | 21,5 | 0,5 | 0,005 | 10 | 12, 16, 18, 20, 24, 25, 26, 26, 34, 40 | 24 | 15 |
| 54 | неопр. | 0,5 | 0,01 | 9 | 25, 40, 45, 53, 60, 65, 68, 80, 80, 80, | 57 | 6,3 |
| 55 | 20,5 | 0,5 | 0,01 | 20 | 25, 32, 37, 42, 46, 53, 53, 53, 53, 53, 53, 55, 55, 64, 73, 73, 80, 80, 80, 80 | 57 | 6,3 |
| 56 | 21 | 0,5 | 0,02 | 15 | 22, 27, 44, 46, 55, 55, 58, 61, 66, 90, 115, 121 132, 170 | 77 | 4,7 |
| 57 | 21 | 0,5 | 0,03 | 18 | 17, 35, 50, 50, 50, 68, 80, 80, 80, 98, 105, 115, 125, 125, 128, 130, 175, 190 | 94 | 3,8 |
| 58 | 22 | 0,44 | 0,05 | 14 | 40, 40, 50, 55, 65, 71, 80, 85, 85, 85, 88, 110, 125, 135 | 80 | 4,5 |
| 59 | неопр. | 0,37 | 0,1 | 9 | 55, 90, 100, 120, 130 135, 135, 150, 175 | 121 | 3 |
| 60 | 20,5 | 0,25 | 0,2 | 26 | 70, 70, 70, 70, 70, 105, 125, 160, 160, 160, 160, 195, 195, 200, 220, 260, 260, 260, 260, остальные 7 колон. >260 м. как среднее для этих колон. взято 300 минут | ок.120 | ок.1,8 |

сильно разведенные растворы Mg-ионов менее действительны по сравнению с Са-ионами.

Что же касается антитоксического действия более крепких растворов Mg и Са, то оно оказывается очень сходным. У меня мало достоверных цифровых данных и можно истолковать их даже в сторону более сильного действия Mg-ионов. И если я, в устанавливаемом мною ряду катионов, отвожу первое место Са, то лишь на основании более значительного антитоксического влияния этого иона при сильных разведениях.

* * *

Антитоксическое действие ионов стронция (табл. 8) несомненно слабее, чем магния. 0,01 m $SrCl_2$ не оказывает никакого

Таблица 8

**Действие смешанных растворов KCl и $NH_4Cl$**

| № опыта | Температура (в °С) | Содержание растворов | | Число колоний | Время до распадения киноплазмы на капли в минутах | | $\nu$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | KCl | $SrCl_2$ | | для отдельных колоний | средн. | |
| 61 | 21,5 | 0,5 | 0,01 | 31 | 10, 10, 10, 10, 15, 15, 15, 15, 15, 15, 15, 15, 15, 15, 15, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25 | 19,5 | 18,5 |
| 62 | 19,5 | 0,5 | 0,02 | 9 | 13, 14, 14, 15, 16, 17, 19, 27, 126 | 17 (30) | 21,2 (12) |
| 63 | 20,5 | 0,45 | 0,03 | 30 | 15, 15, 18, 18, 20, 20, 20, 20, 20, 20, 20, 20, 20, 23, 23, 23, 25, 25, 25, 26, 26, 27, 27, 28, 28, 39, 47, 48, 60, 60 | 27 | 13,3 |
| 64 | 20,3 | 0,45 | 0,04 | 30 | 14, 20, 20, 20, 20, 20, 20, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 27, 27, 28, 28, 34, 37, 37, 37, 37, 42, 45, 45, 45, 85, 205 | 36 | 10 |
| 65 | 19,5 | 0,44 | 0,05 | 23 | 20, 20, 23, 25, 23, 28, 28, 30, 30, 30, 30, 30, 30, 35, 35, 35, 40, 40, 40, 47, 57, 65, 120 | 38 | 9,5 |
| 66 | 20 | 0,42 | 0,07 | 19 | 55, 60, 60, 60, 65, 67, 67, 68, 78, 83, 86, 88, 92, 107, 128, 150, 175, 180, 183 | 97 | 3,7 |
| 67 | 21 | 0,37 | 0,1 | 34 | 45, 45, 60, 70, 70, 72, 75, 78, 80, 80, 80, 80, 80, 92, 94, 96, 100, 103, 104, 104, 107, 107, 125, 125, 127, 130, 133, 136, 140, 145, 150, >180, >180, >180 | ок.105 | ок.3,4 |
| 68 | 19 | 0,25 | 0,2 | 25 | 30, 35, 40, 40, 45, 59, 70, 77, 85, 90, 90, 95, 105, 115, 120, 145, 145, 145, 145, 145, 180, 180, 210, 240, 300 | 117 | 3 |

влияния, при 0,02—0,03 m его влияние обнаруживается лишь на отдельных колониях. В изученном мною ряде катионов Sr занимает несомненно третье место после Mg и Ca.

### Антитоксическое действие одновалентных ионов

Уже ранее я заметил, что прибавление к раствору NaCl некоторого количества KCl не только не ослабляет ядовитого



действия ионов Na, но даже усиливает его (см. стр. 301 настоящей книги). Но тогда я не мог получить точных цифровых данных, так как еще не обращал внимания на влияние температуры. Но и в настоящей работе мне не казалось необходимым точнее изучить действие смесей NaCl+KCl, так как скорости реакции для чистых растворов этих электролитов очень близки между собою и абсолютно высоки. То же самое относится и к смеси KCl+RbCl. В одном опыте (69) я получил следующий результат: при 21,5° С 24 колонии были перенесены в смесь равных частей KCl (0,25 m) и RbCl (0,25 m). Время до распада киноплазмы на капли для отдельных колоний оказалось: 14, 15, 16, 16, 16, 18, 19, 19, 19, 19, 21, 21, 22, 22, 22, 22, 23, 23, 25, 25, 25, 30, 31 и 47 мин. Среднее время—22 мин., а $\nu=16{,}3$. По сравнению с чистым раствором KCl (при 21° С) заметно небольшое замедление реакции, которое приближается к скорости реакции в чистом растворе RbCl (при 21° С $\nu=15{,}6$).

В другом опыте (70) мне удалось установить, что действие смеси между KCl и CsCl также является промежуточным между реакциями в чистых растворах этих двух электролитов. При 18° С девять колоний перенесены в смесь 0,4 m KCl+0,1 m CsCl. Киноплазма отдельных колоний распалась через 20.23.25.25. 30.35.45.47 мин. Среднее=31 мин., $\nu=11{,}6$. В чистом растворе KCl при 18° С скорость реакции=15—17,1 (опыты 6 и 7). Таким образом антитоксическое действие 0,1 m Cs видно отчетливо и соответствует приблизительно действию 0,03 m $SrCl_2$. Более надежным мне представлялось исследование антитоксического действия $NH_4$ и Li-ионов, и в этом направлении я поставил много экспериментов.

Действие $NH_4$-ионов (см. табл. 9). Если сравнить эту таблицу с предшествующей, показывающей действие ионов Sr, то обнаружится, что разведенные растворы $NH_4Cl$ (0,01—0,04 m) действуют антитоксически не менее сильно и даже сильнее, чем соответствующие смеси $SrCl_2$. Возможно, что здесь играет роль и щелочная реакция растворов $NH_4Cl$. Но при повышении концентрации антитоксическое действие $NH_4$-ионов начинает все более и более уступать действию Sr-ионов. При повышении концентрации действие $NH_4$-ионов сначала растет очень быстро, а затем становится почти стационарным, приближаясь к действию чистого 0,5 m раствора $NH_4Cl$. Исключив опыт 74, поставленный при слишком высокой температуре, мы получим прекрасную логарифмическую кривую:

20,5 —15,6 —12 —9,7 —9 —6,5 —5,7.

Действие Li-ионов (табл. 10) в общем соответствует действию остальных антитоксических ионов; при повышении концентрации ионов лития в растворах KCl повышается и их

Таблица 9

**Действие смешанных растворов KCl и $NH_4Cl$**

| № опыта | Температура (в °C) | Содержание растворов в | | Число колоний | Время до распадения киноплазмы на капли в минутах | | $v$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | KCl | $NH_4Cl$ | | для отдельных колоний | средн. | |
| 13 | 22 | 0,5 | — | 20 | 11, 13, 13, 14, 15, 15, 15, 15, 15, 15, 16, 16, 16, 17, 18, 19, 20, 25, 36, 27, | 17,5 | 20,6 |
| 71 | 22 | 0,49 | 0,01 | 26 | 14, 15, 15, 15, 15, 15, 17, 17, 17, 18, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 25, 25, 25, 26, 27, 32, 36, 33, 50 | 23 | 15,6 |
| 72 | 22 | 0,47 | 0,03 | 20 | 15, 16, 18, 21, 21, 23, 24, 24, 24, 26, 26, 27, 27, 34, 34, 39, 43, 43, 46, 50 | 30 | 12 |
| 73 | 21,5 | 0,46 | 0,04 | 18 | 21, 24, 24, 24, 24, 24, 24, 27, 29, 32, 33, 34, 43, 44, 54, 54, 70, >90 | 37 | 9,7 |
| 74 | 23,5 | 0,44 | 0,06 | 24 | 12, 12, 12, 12, 13, 20, 20, 20, 20, 20, 20, 20, 24, 25, 26, 29, 31, 33, 33, 34, 40, 44, 48, 48 | 25 | 14,4 |
| 75 | 23 | 0,36 | 0,14 | 18 | 20, 22, 22, 24, 26, 29, 33, 35, 35, 37, 40, 45, 48, 50, 50, 50, 65, 90. | 40 | 9 |
| 76 | 22,7 | 0,25 | 0,25 | 22 | 20, 26, 26, 28, 35, 35, 40, 48, 48, 50, 50, 52, 54, 55, 60, 75, 75, 75, 75, 84, 100, 105 | 55 | 6,5 |
| 29 | 22,3 | — | 0,5 | 20 | 19, 27, 27, 30, 40, 40, 40, 42, 44, 60, 60, 60, 70, 85, 87, 90, 105, 105, 112, 125 | 63 | 5,7 |

Следует отметить очень высокую температуру в опыте 74! Вообще вся эта серия опытов поставлена при высокой температуре.

антитоксическое действие вплоть до такой скорости реакции, которая соответствует ее скорости в чистом растворе LiCl. Но в двух отношениях эта таблица своеобразна. Так как чистый раствор LiCl менее ядовит, чем чистый раствор $NH_4Cl$, то можно было бы ожидать, что по сравнению с $NH_4$ еще меньших количеств Li было бы достаточно, чтобы снизить ядовитое действие раствора KCl. Это ожидание однако не оправдывается, так как 0,01 m и даже 0,05 m LiCl оказываются еще недействительными. Лишь при 0,06 m некоторые колонии оказываются до некоторой степени защищенными, но даже 0,1—0,2 m раствора LiCl



Таблица 10

**Действие смешанных растворов KCl и LiCl**

| № опыта | Температура в °C | Содержание растворов | | Число колоний | Время до распадения киноплазмы на капли в минутах | | $v$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | KCl | LiCl | | для отдельных колоний | средн. | |
| 77 | 23 | 0,49 | 0,01 | 16 | 14, 14, 14, 15, 15, 15, 15, 16, 16, 17, 17, 17, 17, 19, 21, 21 | 16,5 | 21,8 |
| 78 | 21 | 0,45 | 0,05 | 15 | 15, 15, 17, 19, 19, 19, 21, 21, 21, 21, 22, 22, 22, 22, 25 | 20 | 18 |
| 79 | 21,5 | 0,44 | 0,06 | 22 | 17, 17, 17, 18, 18, 18, 18, 18, 18, 20, 21, 21, 21, 21, 23, 27, 30, 32, 34, 34, 35, 40 | 23,5 | 15,3 |
| 80 | 21,5 | 0,42 | 0,08 | 13 | 17, 20, 20, 21, 24, 26, 26, 26, 26, 26, 26, 30, 31, 40 | 26 | 13,8 |
| 81 | 20,3 | 0,4 | 0,1 | 22 | 18, 19, 19, 19, 20, 20, 20, 21, 22, 24, 25, 26, 26, 28, 28, 29, 40, 40, 50, 50, 53, 60 | 30 | 12 |
| 82 | 20 | 0,38 | 0,12 | 24 | 18, 18, 18, 18, 21, 21, 21, 22, 22, 22, 23, 23, 25, 28, 28, 30, 30, 35, 36, 47 | 28 | 12,9 |
| 83 | 22,5 | 0,36 | 0,14 | 17 | 16, 20, 20, 20, 20, 20, 20, 20, 24, 26, 32, 40, 40, 40, 46, 48, 60 | 30 | 12 |
| 84 | 20 | 0,34 | 0,16 | 14 | 20, 20, 25, 25, 25, 30, 30, 30, 30, 30, 32, 32, 40, 45 | 30 | 12 |
| 85 | 22,5 | 0,3 | 0,2 | 23 | 17, 17, 20, 22, 22, 25, 26, 26, 27, 28, 28, 28, 30, 30, 34, 34, 34, 37, 40, 41, 47, 50, 60 | 31 | 11,6 |
| 86 | 20 | 0,25 | 0,25 | 19 | 18, 20, 30, 40, 45, 45, 80, 80, 90, 101, 110, 110, 115, 122, 122, 137, 150, 150, 150, | 90 | 4 |
| 87 | 20 | 0,1 | 0,4 | 22 | 75, 87, 90, 97, 110, 110, 111, 117, 125, 126, 135, 135, 145, 150, 150, 153, 168, 172, 195, 215, 215, 215 | 141 | 2,5 |
| 31 | 20,5 | — | 0,5 | 13 | 105, 125, 125, 125, 140, 140, 166, 175, 177, 177, 185, 190, 195, | 155 | 2,3 |

защищает зоотамниев далеко не полно: скорость реакции падает здесь только наполовину. Лишь в смеси равных частей LiCl и KCl антитоксическое влияние Li-ионов становится значительным: здесь $\nu = 4$. Этот внезапный скачок антитоксического действия представляет вторую особенность таблицы.

Я еще не могу решить, чем объяснить обе эти особенности наблюдаемого действия ионов лития. Опыты 78—85 были поставлены в течение четырех последовательных дней при довольно различных температурах. Вряд ли можно допустить, чтобы здесь какие-либо случайные ошибки при постановке опыта снизили скорость реакции. Одно время я думал, что моя соль LiCl (от Мерка без надписи «pro analysi») недостаточно чиста и содержит значительную примесь $MgCl_2$, присутствие которой повышает антитоксическое действие LiCl. Но снизить скорость реакции до 4 может лишь сравнительно крепкий раствор $MgCl_2$ (от 0,02 до 0,03 m). Если 0,25 раствор LiCl содержал бы 0,025 m $MgCl_2$, то это было бы невероятно сильным загрязнением соли. И в других отношениях поведение зоотамниев в растворе LiCl совсем не похоже на действие Mg-ионов. Поэтому обе особенности таблицы я оставляю необъясненными и довольствуюсь выводом, что в основных чертах результаты здесь все-таки того же характера, как для антитоксического действия других ионов.

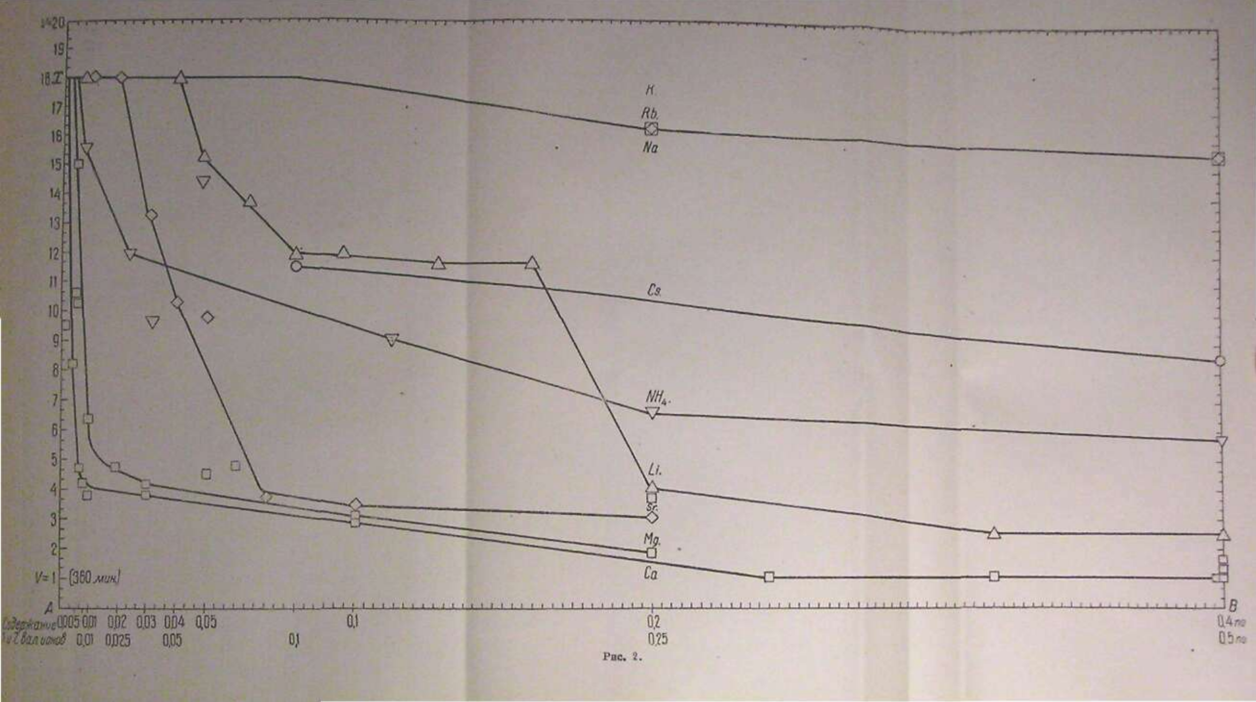
Результаты опытов 1—87 я графически изобразил на рис. 2. Большинство нанесенных на диаграмму опытов поставлены при t=20—21° С, и потому полученные кривые могут быть названы изотермами действия различных катионов. Эти изотермы я построил следующим образом: на оси абсцисс отложены концентрации хлоридов соответствующих катионов (одно- и двувалентных), прибавляемых к раствору KCl, а по ординате B— в чистом растворе; на оси ординат—средняя скорость реакции распада киноплазмы в соответствующем эксперименте; повсюду указаны номера опытов. Пункт X на ординате A, из которого исходят все кривые, обозначает скорость реакции (при t=21°) в чистом растворе KCl (опыт 18).

Диаграмма иллюстрирует четыре основных факта, являющиеся выводом настоящей главы:

1. Хлориды всех изученных катионов в чистых растворах в большей или меньшей степени ядовиты для зоотамниев. Токсичность падает в ряду катионов: K, Rb, Na, Cs, $NH_4$, Li, Sr, Mg, Ca.

2. Все изученные катионы обнаруживают антитоксическое действие, если их прибавить к раствору хлоридов более ядовитых катионов.

3. Начиная с минимальных концентраций антитоксическое действие катионов растет сначала быстро, а потом более мед-



K
Rb.
Na
Cs.
NH4.
Li.
Sr.
Mg.
Ca
V=1 (360 мин)
A
B
Содержание
в г вал ионов
0,005 0,01 0,02 0,03 0,04 0,05 0,1 0,2 0,4 по
0,01 0,025 0,05 0,1 0,25 0,5 по


Рис. 2.

ленно. По внешнему виду эти кривые более или менее приближаются к типичной логарифмической кривой.

4. Максимум антитоксического действия катиона обыкновенно не превышает скорость реакции в чистом растворе хлорида этого катиона. Незначительное повышение кривой Ca в правой половине мне представляется еще не вполне доказанным и не имеющим параллели в других кривых.

Эта диаграмма составлена на основании изучения действия различных катионов в растворах KCl. Но вряд ли можно сомневаться, что намеченные четыре правила должны иметь силу и при других комбинациях. Если это так, то можно было бы заранее вычислить, с какой скоростью протекает реакция распадения киноплазмы зоотамния на капли в любой смеси каких-либо хлоридов описанного ряда. Для смеси NaCl с $MgCl_2$ и NaCl, с $CaCl_2$ это доказано довольно точно моими прежними исследованиями.

## III. ДЕЙСТВИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ЭЛЕКТРОЛИТОВ НА НЕКОТОРЫЕ ОБРАТИМЫЕ ЖИЗНЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ ZOOTHAMNIUM

Распадение киноплазмы есть необратимый процесс, в основе которого лежит, повидимому, необратимое выпадение коллоидов протоплазмы. Было бы интересно установить, проявляется ли установленный ряд ионов и в тех или иных обратимых жизненных процессах: напр., в мерцательном движении ресничек или в сократимости стебелька.

### 1. Мерцательное движение

Уже ранее мною было констатировано, что мерцательное движение зоотамниев не зависит от степени ядовитости раствора, но в значительной степени определяется наличием некоторых катионов. Так, в растворе NaCl, KCl и $CaCl_2$ никогда не замечается мерцательного движения, тогда как ионы Mg в чистом растворе или в связи с другими хлоридами сразу вызывают мерцание ресничек. Желательно выяснить, принадлежит ли это свойство исключительно ионам Mg или также и некоторым другим ионам, стоящим в ряду катионов рядом с Mg.

Что касается Mg, то достаточно прибавить к раствору KCl минимальные количества $MgCl_2$, чтобы вызвать мерцательное движение. Так в опыте 56 присутствие 0,005 m было едва достаточно для того, чтобы сколько-нибудь (до 15) снизить скорость распадения киноплазмы на капли, однако у многих особей было замечено мерцание ресничек. Ни в одном из даль-

нейших опытов со смесью $KCl+MgCl_2$ или в чистом растворе $MgCl_2$ нельзя было не заметить мерцательного движения. С другой стороны, для растворов $CaCl_2$ или $KCl+CaCl_2$ была всегда характерна полная неподвижность ресниц. Только в опыте 43 я наблюдал у некоторых колоний мерцательное движение; в отношении этого опыта я заранее предполагал, что он может дать уклоняющиеся результаты, так как в данном случае подозревал недостаточную чистоту дестиллированной воды. В других контрольных опытах я действительно констатировал, что примесь ничтожных количеств $MgCl_2$ и к растворам $CaCl_2$ вызывает оживленное мерцательное движение.

В ряду катионов всего ближе к Mg стоит Sr; и по воздействию на мерцание ресниц этот ион стоит всего ближе к Mg. Так я наблюдал мерцательное движение в опытах 64—67, т. е. для концентраций от 0,04 до 0,1 m $SrCl_2$. В той колонии, которая прожила 205 мин. в смеси $KCl+0{,}04\ SrCl_2$, мерцательное движение сохранилось 150 мин. Между Sr и Mg можно отметить интересную разницу: в чистом растворе $SrCl_2$ точно так же, как в 0,25 $KCl+0{,}2\ SrCl_2$ (опыт 68), ресницы остаются неподвижными, в то время как в чистых растворах $MgCl_2$ ресницы работают в течение многих часов. Таким образом хотя $SrCl_2$ и похож по своему действию на $MgCl_2$, но не тождествен с ним.

Но и в растворах, содержащих $NH_4Cl$, мерцательное движение ресничек не вполне потухает. Правда, у большинства колоний движение ресничек здесь тотчас же останавливается, но у отдельных особей еще продолжается некоторое время. Особенно долго мерцают ресницы на аборальных кольцах больших особей колонии, которые мало-помалу отрываются от стебля и уплывают. В опыте 72 (0,03 m $NH_4Cl$) мерцала только одна колония и не больше, чем 10 минут; в опыте 73 (0,04 m $NH_4Cl$) я заметил у одной колонии мерцательное движение в течение 40 мин. Также и в опыте 75 (0,14 $NH_4Cl$) аборальные кольца некоторых крупных оторвавшихся особей мерцали в течение 50 мин. В более крепком растворе—0,25 m $KCl+0{,}25\ NH_4Cl$ (опыт 76) я уже не мог заметить никакого движения ресничек. В чистых растворах $NH_4Cl$ мерцательное движение очень слабо. В опыте 29 при температуре 22,3° С мерцали только аборальные кольца нескольких оторвавшихся особей; при более низкой температуре (19°) иногда мерцают и перистомальные ресницы прикрепленных особей—до 70 минут. В растворах, содержащих LiCl, иногда также наблюдается некоторое мерцание ресниц. Но и здесь заметны своеобразные особенности этого иона. В растворах, содержащих 0,25 или менее LiCl, по большей части незаметно никаких следов какого бы то ни было мерцания; в лучшем случае бьют аборальные ресницы. Но в чистых растворах LiCl и в смеси 0,1 $KCl+0{,}4$ LiCl оторвавшиеся особи



работают довольно хорошо своими аборальными ресничными кольцами; изредка мерцают также и перистомальные ресницы *сидячих особей*, однако очень слабо: иногда можно заметить сокращение той или иной реснички.

В растворах KCl, NaCl, RbCl и CsCl мерцательное движение по крайней мере спустя 5—10 минут совсем угасает и даже при пониженной температуре, при которой некоторые колонии зоотамниев (в 0,5 m CsCl) живут более 100 мин., реснички остаются неподвижными.

Таким образом наши исследования приводят к следующему результату: нормальное быстрое мерцательное движение у всех особей осуществляется только в присутствии ионов Mg, но и близстоящие в ряду катионов Sr, Li, $NH_4$ могут также вызывать движение ресничек у отдельных колоний, в особенности на аборальных кольцах крупных оторвавшихся особей.

Растворы $MgCl_2$ имеют по большей части щелочную реакцию. Я, к сожалению, не мог определить эту щелочность точными физиологическими методами вследствие отсутствия необходимой аппаратуры.

Но чтобы выяснить вопрос, не сводится ли действие растворов $MgCl_2$ к их щелочной реакции, я поставил ряд экспериментов, прибавляя к 0,4 m растворам $MgCl_2$ и $CaCl_2$ небольшие количества HCl или NaOH и изучая действие этих слабокислых и слабощелочных растворов на мерцательное движение. Зоотамнии очень чувствительны к избытку H-ионов. При 0,001m HCl колонии гибнут через несколько минут, причем киноплазма не распадается на капли; так же и в 0,4 m $CaCl_2+0{,}0007$m HCl (опыт 45—105). Растворы 0,4m $CaCl_2$ с прибавлением 0,0005 m и 0,0001 m HCl зоотамнии переносят лучше, и киноплазма распадается в среднем соотв. через 96 и 119 мин. (опыты 107 и 108). В 0,4m $MgCl_2$, к которой прибавлено 0,0001m HCl, некоторые колонии зоотамниев живут дольше, чем в чистом растворе (свыше 24 часов) и все время работают ресницами. В 0,4 m $MgCl_2+$ $+0{,}0005$m HCl большинство колоний быстро погибает, но реснички мерцают до самой смерти. Отсюда следует, что было бы неправильно приписывать работу ресниц в $MgCl_2$ щелочной реакции, тем более что даже уменьшенное в 100 раз количество $MgCl_2$ (0,005m) оказывает в этом отношении сильное действие (опыт 53). С другой стороны, прибавление 0,0001m NaOH к 0,4m $CaCl_2$, сокращающее жизнь зоотамниев до 140 мин. (опыт 110), не вызывает мерцательного движения, не говоря уже о более слабых растворах NaOH (0,00001m NaOH). Только один раз я наблюдал сильное биение ресниц у одной колонии Zoothamnium, после того как прибавил 0,001m NaOH к 0,4 m $CaCl_2$ (опыт 112); но это был очень ядовитый раствор, в котором все колонии почти немедленно погибли (табл. 13).

Таким образом специфическое значение ионов Mg для мерцательного движения остается бесспорным, в ряде ионов по этому значению за Mg стоят: Sr, Li и $NH_4$-ионы.

## 2. Сократимость стебелька

Мне не удалось выразить действие ионов на мерцательное движение какими-либо точными цифровыми данными. Но для сократимости стебелька это оказывается возможным без особых трудностей. Если наблюдать нормальных зоотамниев в морской воде, то обычно все колонии находятся в спокойной «диастоле»: стебельки вытянуты, все боковые ветви расправлены и отдельные особи (головки) непрерывно работают ресницами. Лишь изредка при толчке или каком-либо ином раздражении колонии сокращаются и снова медленно расправляются. При непрерывных сильных раздражениях может возникнуть тетаническая контракция, при которой колонии остаются долгое время в состоянии систолы при непрерывных подергиваниях. Если при слабом увеличении в поле зрения находится несколько колоний, то можно без особого напряжения подсчитывать число сокращений каждой из них за одну минуту; в течение опыта можно собрать таким образом достаточное количество одноминутных наблюдений и высчитать среднее, характеризующее сократимость в данном эксперименте. Таким образом для морской воды в опыте 88 при восьми колониях на 155-минутных наблюдениях я подсчитал для каждой колонии в среднем 55 сокращений, т. е. по 55 : 155 = 0,37 в минуту. В другом опыте с морской водой (89), давшем 200 минутных наблюдений, я подсчитал на каждую колонию 75 сокращений, т.е. в среднем 75 : 200 = 0,37 в минуту. Что в обоих случаях получилась одна и та же цифра (0,37), мне представляется простой случайностью, так как средние цифры для отдельных колоний могут варьировать в довольно широких границах. Правильнее принять, что в морской воде колонии зоотамниев сокращаются один раз в 2—3 минуты.

Совершенно иные цифры мы получаем для чистых растворов $CaCl_2$ или для растворов других хлоридов с примесью ионов Ca. Здесь контракции гораздо чаще, и нередко отдельные колонии переходят в длительное тетаническое состояние. В таблице 11 собраны результаты 19 опытов: большинство из них проведено в смесях KCl и $CaCl_2$ (от 0,007m до 0,4 m $CaCl_2$), другие в смеси NaCl с $CaCl_2$ или $CaSO_4$, или $MgCl_2$+$CaCl_2$, или в чистом растворе $CaCl_2$ и, наконец, в смеси 1m мочевина+0,01m $CaCl_2$. Повсюду сократимость значительно увеличена по сравнению с морской водой. Ни в одном из 19 опытов среднее число сокращений в минуту на особь не спускается ниже 1; в 15 случаях это среднее выше 2, а в двух тщательно изученных случаях— выше 5. Так как, по всей вероятности, повышение концентрации ионов Ca начиная с 0,007m, а также и замена KCl в смеси другими изученными хлоридами или мочевиной существенной роли не играет, то мне кажется позволительным для всех 19 опытов с наличием Ca вывести одну общую среднюю величину: около 3 сокращений в минуту.



Таблица 11

**Действие ионов Ca на сократимость стебелька**

| № опыта | Раствор | Температура (в °C) | Число минутных наблюдений | Число сосчитанных сокращений | Среднее число сокращений в минуту |
|---|---|---|---|---|---|
| 39 | 0,5m KCl + 0,007m $CaCl_2$ | 20 | 100 | 215 | 2,15 |
| 40 | 0,5m KCl + 0,008m $CaCl_2$ | 20 | 250 | 276 | 1,1 |
| 41 | 0,5m KCl + 0,01m $CaCl_2$ | 20 | 150 | 267 | 1,78 |
| 90 | 0,5m KCl + 0,01m $CaCl_2$ | — | 155 | 444 | 2,9 |
| 43 | 0,44m KCl + 0,05m $CaCl_2$ | 21,5 | 140 | 301 | 2,15 |
| 44 | 0,37m KCl + 0,1m $CaCl_2$ | — | 157 | 406 | 2,6 |
| 45 | 0,25m KCl + 0,2m $CaCl_2$ | 19 | 300 | 779 | 2,6 |
| 47 | 0,1m KCl + 0,32m $CaCl_2$ | 19 | 40 | 169 | 4,22 |
| 48 | 0,1m KCl + 0,32m $CaCl_2$ | 19 | 145 | 654 | 4,5 |
| 49 | 0,1m KCl + 0,32m $CaCl_2$ | 20 | 40 | 116 | 2,9 |
| 51 | 0,01m KCl + 0,4m $CaCl_2$ | 20 | 50 | 92 | 1,84 |
| 32 | 0,4m $CaCl_2$ | 19 | 115 | 647 | 5,62 |
| 91 | 0,4m $CaCl_2$ | 16,5 | 152 | 327 | 2,15 |
| 92 | 0,5m NaCl + 0,1m $CaCl_2$ | — | 138 | 508 | 3,7 |
| 93 | 0,5m NaCl + 0,01m $CaCl_2$ | — | 198 | 1001 | 5,1 |
| 94 | 0,5m NaCl + 0,001m $CaCl_2$ | — | 119 | 206 | 1,7 |
| 95 | 0,5m NaCl + 0,001m $CaSO_4$ | 21,5 | 90 | 417 | 4,61 |
| 97 | Jm Urea + 0,01m $CaCl_2$ | 21,5 | 120 | 353 | 3 |
| 96 | 0,2m $MgCl_2$ + 0,2m $CaCl_2$ | 20,5 | 200 | 542 | 2,71 |

В таблице 12 сопоставлены результаты действия других ионов на сократимость. Понятно, что в этом отношении не могли быть исследованы такие растворы, в которых зоотамнии живут слишком короткое время (меньше 30 мин.). Чтобы получить точные данные, необходимо не принимать в расчет сокращения стебелька в начале опыта и перед самым концом его. Поэтому в таблице отсутствуют данные о действии чистых растворов NaCl и RbCl. В таблицу включены чистые растворы $MgCl_2$, LiCl, $NH_4Cl$, CsCl и различные смеси этих хлоридов с KCl, NaCl и $SrCl_2$, а также две смеси мочевины с NaCl и CsCl. Все эти разнообразные растворы имеют только один общий для них признак: они не содержат ионов Ca. Вряд ли можно сомневаться, что именно отсутствием Ca объясняется и резкое отличие данных табл. 12 с данными табл. 11; при отсутствии ионов Ca зоотамнии остаются гораздо более спокойными и сокращаются менее одного раза в минуту. Так как отклонения в отдельных опы-

Таблица 12

**Действие ионов Mg, Sr, Li и $NH_4$ на сократимость стебелька**

| № опыта | Раствор | Температура (в °C) | Число минут наблюдений | Число сосчитанных сокращений | Среднее число сокращений в минуту |
|---|---|---|---|---|---|
| 54 | 0,5m KCl + 0,01m $MgCl_2$ | — | 93 | 23 | 0,2 |
| 56 | 0,47m KCl + 0,02m $MgCl_2$ | 21 | 100 | 24 | 0,24 |
| 57 | 0,46m KCl + 0,03m $MgCl_2$ | 21 | 90 | 6 | 0,07 |
| 58 | 0,41m KCl + 0,05m $MgCl_2$ | 22 | 120 | 20 | 0,16 |
| 59 | 0,37m KCl + 0,1m $MgCl_2$ | — | 225 | 210 | 0,9 |
| 60 | 0,25m KCl + 0,2m $MgCl_2$ | 20,5 | 330 | 159 | 0,48 |
| 98 | 0,4m $MgCl_2$ | 21 | 290 | 191 | 0,66 |
| 99 | 0,5m NaCl + 0,1m $MgCl_2$ | — | 111 | 97 | 0,87 |
| 100 | 0,5m NaCl + 0,01m $MgCl_2$ | — | 62 | 14 | 0,22 |
| 66 | 0,42m KCl + 0,07m $MgCl_2$ | 20 | 150 | 81 | 0,4 |
| 67 | 0,37m KCl + 0,1m $MgCl_2$ | 21 | 320 | 208 | 0,65 |
| 68 | 0,25m KCl + 0,2m $MgCl_2$ | 19 | 280 | 168 | 0,6 |
| 85 | 0,3m KCl + 0,2m $MgCl_2$ | 22,5 | 60 | 68 | 1,13 |
| 87 | 0,1m KCl + 0,4m $MgCl_2$ | 20 | 600 | 298 | 0,5 |
| 31 | 0,5m LiCl | 20,5 | 200 | 143 | 0,7 |
| 30 | 0,5m LiCl | 19 | 95 | 53 | 0,56 |
| 101 | 0,5m LiCl | 19 | 190 | 46 | 0,24 |
| 76 | 0,25m KCl + 0,25m $NH_4Cl$ | 22 | 35 | 26 | 0,74 |
| 28 | 0,5m $NH_4Cl$ | 19 | 90 | 68 | 0,75 |
| 29 | 0,5m $NH_4Cl$ | 22,3 | 170 | 59 | 0,35 |
| 27 | 0,5m $NH_4Cl$ | 14 | 90 | 87 | 0,97 |
| 102 | 1m Urea + 0,01m CsCl | 21,5 | 30 | 11 | 0,37 |
| 103 | 1m Urea + 0,01m NaCl | 21,5 | 55 | 28 | 0,5 |

тах, очевидно, беспорядочны, можно для всех 23 опытов вычислить общее среднее: почти точно 0,5 сокращений в минуту. Таким образом под воздействием ионов Ca зоотамнии сокращаются в шесть раз чаще, чем в отсутствие этих ионов. Специфичность ионов Ca бросается в глаза.

Прежде чем закончить эту главу, я попытался выяснить действие ионов H и OH на сократимость. В таблице 13 сопоставлены результаты воздействия этих двух исключительно важных ионов, которые, конечно, должны были бы быть изучены с гораздо большей точностью, чем было в моих возможностях.

Концентрации OH и H, превышающие 0,0005 m, очень ядовиты, а потому нельзя было наблюдать их действие на сократимость. А более слабые концентрации, за исключением единственного опыта, не дали ничего нового. При повышении числа водородных ионов число контракций в $MgCl_2$ не повышается более 0,6—0,7 в минуту, а в растворах Ca не падает ниже 4,13—4,2. Что же касается OH-ионов, то в концентрациях 0,0001—0,0005 m мы получаем обычные высокие числа сокра-



Таблица 13

**Действие H- и OH-ионов в растворах $CaCl_2$ и $MgCl_2$**

| № эксперимента | Раствор | Число колоний | Температура | Время до распадения киноплазмы в минутах | $v$ | Число минутных наблюдений | Число сосчитанных сокращений | Среднее число сокращений в м. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 104 | 0,4 m $CaCl_2$ + 0,001 m HCl | 20 | 21,5 | [1] | — | — | — | — |
| 105 | 0,4 m $CaCl_2$ + 0,0007 m HCl | 20 | 23 | [1] | — | — | — | — |
| 106 | 0,4 m $CaCl_2$ + 0,0006 m HCl | 20 | 22,5 | [1] | — | — | — | — |
| 107 | 0,4 m $CaCl_2$ + 0,0005 m HCl | 26 | 22 | 96 | 3,75 | 25 | 86 | 4,13 |
| 108 | 0,4 m $CaCl_2$ + 0,0001 m HCl | 18 | 22 | 119 | 3 | 70 | 294 | 4,2 |
| 109 | 0,4 m $CaCl_2$ + 0,0001 m NaOH | 25 | 21,5 | > 120 | < 3 | 75 | 58 | 0,77 |
| 110 | 0,4 m $CaCl_2$ + 0,0001 m NaOH | 18 | 21 | 140 | 2,57 | 86 | 263 | 3 |
| 111 | 0,4 m $CaCl_2$ + 0,0005 m NaOH | 20 | 23 | > 73 | < 5 | 20 | 96 | 4,8 |
| 112 | 0,4 m $CaCl_2$ + 0,001 m NaOH | ок. 20 | 21 | [1] | — | — | — | — |
| 113 | 0,4 m $MgCl_2$ + 0,0015 m HCl | ок. 20 | 21 | — | — | — | — | — |
| 114 | 0,4 m $MgCl_2$ + 0,0001 m HCl | 20 | 21 | > 300 | ок. 1 | 230 | 139 | 0,6 |
| 115 | 0,4 m $MgCl_2$ + 0,0005 m HCl | ок. 20 | 21 | ? | ? | 50 | 35 | 0,7 |

щений в минуту: 3 и 4,8. Но и в опыте 109 с очень слабо щелочным раствором $CaCl_2$ (0,00001m NaOH) получилось низкое число сокращений. Может быть этому обстоятельству следует придать более существенное значение. Ведь нельзя не заметить, что в морской воде, которая всегда содержит ионы Ca, зоотамнии держатся гораздо спокойнее, чем в других исследованных мною содержащих Ca смесях. Причина лежит очевидно в более сложной комбинации солей морской воды. Вначале я думал, что здесь играет существенную роль ион $SO_4$; но из опыта 95 (табл. 11) видно, что и этот анион сам по себе не может снять возбуждающего действия Ca-ионов. Ионы Mg в этом отношении также неактивны (опыт 96). Нельзя ли приписать роль антагонистов небольшому количеству гидроксильных ионов, которые всегда имеются в морской воде? Этот вопрос я оставляю предварительно открытым. При новых исследованиях необходимо устанавливать щелочность растворов точными физико-химическими методами.

## IV. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вышеизложенными опытами устанавливается следующий ряд катионов:

$$K—Rb—Na—Cs—NH_4—Li—Sr—Mg—Ca.$$

[1] Непосредственно за внесением в раствор происходит предсмертная контракция; киноплазма остается закрученной и не распадается на капли.

Ясно, что в этом ряду отдельные катионы расположены не в порядке молекулярного веса. Валентность ионов играет некоторую роль, но между моно- и бивалентными ионами никакого разрыва не существует.

Этот ряд катионов очень близок к установленному Уильсмором[1] ряду катионов по величине «абсолютного электрического потенциала» («электролитическое давление растворения» Нернста).

K (2,92)—Na (2,54)—Rb (2,54) —Sr (2,49)—Ca (2,28)—Mg (2,26).[2]

В этом последнем ряду есть только одно отступление: Mg стоит сзади Ca, но цифры электрического потенциала обоих катионов (2,28 и 2,26) очень близки. Но эти цифры даны для нормальных, а не для разведенных растворов, в которых антитоксическое действие ионов Ca выступает отчетливо; а для 0,4m растворов и в нашем случае очень трудно решить, действительно ли ионы Ca определяют меньшую скорость реакции распадения киноплазмы на капли, чем Mg-ионы. Свойства ионов, выражающиеся в их давлении растворения, определяют также и некоторые другие ионные реакции. И. Траубе[3] устанавливает следующий ряд катионов по «давлению сцепления» (Haftdruck) (молекулярное снижение поверхностного натяжения) их хлоридов.

Cs (0,09)—Rb (0,12)—$NH_4$ (0,13)—K (0,14) — Li(0,15?) — Na (0,16)—Li (0,16?); Mg(0,33)—Sr (0,37)—Ca (0,41).

Этот ряд катионов отличается некоторыми особенностями от двух, указанных выше. Но следует заметить, что экспериментальное определение поверхностного натяжения солевых растворов до настоящего времени наталкивается на многие трудности; о поверхностном натяжении сильно разведенных растворов мы не знаем почти ничего определенного[4]. Вышеприведенные данные Траубе относятся к нормальным растворам. Но и для них другие авторы дают несколько иные величины; так, Форх[5], как указывает сам Траубе, ставит $NH_4$ в промежутке между K и Na, а не перед K. Что касается Li, то Траубе находит для LiCl две различных величины «давления сцепления» и думает, что более низкая величина соответствует «гидратизированному» катиону. Очень интересны ряды катионов, которые

[1] W i l s m o r e, Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. 36, p. 92, 1901.

[2] По M a t h e w s, The Americ Journ. Physiol., vol. 10, 1904.

[3] J. T r a u b e, Der Haftdruck, Verh. d. deutsch. physik. Ges., Bd. 10, p. 880—930, 1908; J. T r a u b e, Die Theorie des Haftdrucks, Pflügers Archiv, Bd. 132, p. 511—538, 1910.

[4] K. F r e u n d l i c h, Kapillarchemie, p. 165, 1909.

[5] F o r c h, Ann. d. Physik, Bd. 17, 1905.



устанавливает Гёбер[1], для выпадения белка от действия ионов щелочных металлов.

Этот автор показал, что ряды получаются совершенно различные в зависимости от того, какова реакция раствора: кислая, щелочная или нейтральная. В присутствии кислоты ряд:

$$Li > Na > K > Rb > Cs,$$

а при щелочной реакции:

$$Cs > Rb > K > Na > Li$$

и наконец при нейтральной реакции:

$$K > Rb > Na > Cs > Li.$$

Этот последний ряд катионов, имеющий переходный характер и могущий несколько варьировать, Гёбер называет «физиологическим», так как он обнаруживается в целом ряде физиологических процессов[2]. Этот «физиологический» ряд катионов Гёбера вполне совпадает с тем, который я устанавливаю для жизнеспособности стебелька Zoothamnium. Такое совпадение кажется тем замечательнее, что мои исследования проведены с совершенно новым объектом и дали легко сравнимые цифровые данные.

Как я показал в предисловии, распадение киноплазмы на капли определяется, по всей вероятности, необратимым повышением поверхностного натяжения по границе «киноплазма—текоплазма». Вполне возможно, что в основе этого процесса во всех случаях лежит одна и та же причина, а именно выпадение белка. Легко понять, что различные хлориды могут вызывать этот процесс с различной скоростью, и сравнение с исследованными Р. Гёбером процессами выпадения белка под действием различных электролитов приобретает прочную основу.

Однако возникает существенный вопрос: правильно ли отождествлять без всяких оговорок ту скорость, с которой протекает процесс распадения киноплазмы на капли со скоростью реакции выпадения белка? Можно ли думать, что эта последняя реакция тотчас же начинается в стебельке зоотамния, как только мы переносим колонии, напр., в 0,5m $NH_4Cl$ и затем постепенно нарастает, чтобы закончиться через 95 минут? Нет, непосредственное наблюдение показывает, что сначала колонии ведут себя вполне нормально и лишь за несколько минут до распада внезапно возникает необратимая контракция, за которой следует распад киноплазмы на капли. Ясно, что процесс отравле-

[1] R. H ö b e r, Zur Kenntniss der Neutralsalzwirkungen, Hofmeisters Beitr. Z. chem. Physiol. u. Pathol., Bd. II, p. 35—64, 1908.

[2] См. также R. H ö b e r, Physik. Chemie der Zelle, p. 398, 1911

ния распадается на две различных половины: на первой стадии соответствующие ионы постепенно проникают в киноплазму, а во второй более короткой стадии протекает процесс выпадения белка, который и обусловливает предсмертную контракцию и процесс распадения киноплазмы. Наблюдаемая в наших опытах скорость реакции определяется главным образом первой стадией этого процесса.

Я не хочу здесь обсуждать большого и спорного вопроса, каким образом соли и другие нерастворимые в липоидах вещества проникают внутрь протоплазмы. Вряд ли, однако, можно отрицать, что здесь играет существенную роль адсорбция проникающего вещества к коллоидальным частицам («дисперсной фазе») плазматической оболочки. И. Траубе в особенности стремится доказать важное значение поверхностного натяжения в осмотических процессах. Но такое толкование ни в каком случае не противоречит и теории Овертона-Натансона—Гебера при объяснении тех случаев, в которых проникновение соли не подлежит сомнению. Если осмотический процесс действительно определяется адсорбцией, то из смешанного раствора более или менее батотонных понижающих поверхностное натяжение веществ прежде всего проникает в протоплазму такое, которое всего более понижает поверхностное натяжение; благодаря адсорбции это вещество скопляется на поверхности и лишь медленно проникает внутрь, но, с другой стороны, оно препятствует проникновению других менее батотонных веществ. В этом последнем отношении даже самые ничтожные количества батотонного вещества по закону Гиббса действуют очень сильно (Фрейндлих, Капиллярная химия, стр. 164).

Исходя из этих оснований, нетрудно понять, что из двух растворов хлоридов проникает медленнее внутрь протоплазматического тела зоотамния, а потому и менее ядовит тот раствор, в котором катион в бо́льшей степени понижает пограничное поверхностное натяжение, а в растворе, который содержит оба катиона, катион более понижающий поверхностное натяжение действует антитоксично по отношению к более ядовитому катиону и притом даже в том случае, если он находится в растворе в очень слабой концентрации.

Таким образом в первой стадии отравления стебелька Zoothamnium (т. е. при начале проникновения катионов в поверхностный слой протоплазмы) скорость реакции идет параллельно со скоростью адсорбции соответствующего катиона. Но тем же самым свойством (адсорбцией) определяется, по всей вероятности, и влияние катионов на выпадение белка в периоде предсмертной контракции, так как всякое уменьшение поверхностного натяжения на границе коллоидальных частиц замедляет процесс выпадения белка. Мы можем заключить, что скорость



реакции в обеих половинах процесса отравления стебелька зоотамния от действия хлоридов зависит от одного общего фактора—способности к адсорбции или давления сцепления (Haftdruck) катионов. Следовательно, нам достаточно предположить, что в ряду катионов

$$K—Rb—Na—Cs—NH_4—Li—Sr—Mg—Ca$$

каждый предшествующий катион в меньшей степени понижает поверхностное натяжение: плазма—вода, чтобы объяснить отдельные особенности диаграммы 2. Это предположение является моей рабочей гипотезой.

Что касается влияния ионов на обратимые жизненные процессы—мерцательное движение и сократимость,—то здесь связь с физико-химическими особенностями ряда катионов менее ясна. Для движения ресничек ионы Sr, Li и $NH_4$ лишь очень несовершенно могут заменить Mg-ион, а по своему влиянию на сократимость ион Ca противопоставляется всем исследованным катионам. Отсюда можно заключить, что здесь кроме чисто физико-химических процессов имеют место также те или иные химические реакции. В моей предшествующей работе я попытался, следуя предположениям Джека Лёба, показать, что, по всей вероятности, здесь образуются какие-то нерастворимые или недиссоциирующиеся соединения Ca, соотв. Mg.

---

# VII. ВЛИЯНИЕ ВОДОРОДНЫХ ИОНОВ НА ФАГОЦИТОЗ У ПРЕСНОВОДНЫХ СУВОЕК [1]

С тех пор, как выяснилась важная физиологическая роль фагоцитоза, одной из самых заманчивых проблем экспериментальной биологии явилось стремление овладеть этим жизненным процессом, найти способ по произволу усиливать или ослаблять способность клеток к поглощению посторонних частиц. Само собою разумеется, что за эту задачу взялись прежде всего медики, для которых было особенно важно научиться усиливать фагоцитарную способность у лейкоцитов в борьбе с болезнетворными микроорганизмами и, наоборот, ослаблять это стремление к фагоцитозу в тех случаях, когда последнее направлено против благородных тканей собственного организма. В медицинских кругах пользуется в настоящее время широким распространением учение об «опсонинах», т. е. о веществах, «подготовляющих к заглатыванию и перевариванию пищи»; этим именем назвали вещества совершенно еще не выясненного состава, которые получаются в результате взаимодействия между патогенными бактериями и пораженным ими организмом и которые обладают способностью усиливать фагоцитоз по отношению именно к этим бактериям.

Совершенно иным путем пошел по направлению к той же цели известный голландский физиолог Гамбургер, один из пионеров нового научного направления—применения физической химии к биологии. В ряде работ, в которых приняли участие также его ученики [2], Гамбургер исследует, какое влияние на фагоцитоз лейкоцитов, перенесенных из крови в искусственно приготовленный «физиологический» раствор, имеет изменение со-

[1] Напечатано на русском языке в «Ученых записках Моск. городск. университета имени А. Л. Шанявского. Труды биологической лаборатории, том 1, вып. 1, Москва, 1915; и по-немецки в Internazionale Zeitschrift für physik. chemische Biologie, Bd. 1, H. 1—2, 1914.

[2] Сводка см. H. J. Hamburger, Physikalisch-chemische Untersuchungen über Phagocyten. Wiesbaden, 1912.



ставных частей этого раствора, прибавление различных солей, щелочей, кислот, алкоголей, хлороформа и других органических соединений. Этот исследователь приходит к тому заключению, что наиболее существенное влияние на фагоцитоз оказывают те вещества, которые растворимы в липоидах. и строит гипотезу, что всякое растворение, размягчение поверхностного липоидного слоя фагоцитов способствует образованию пищевых вакуолей.

Следует, однако, заметить, что методика, принятая Гамбургером—перенесение лейкоцитов в искусственно приготовленный физиологический раствор,—представляет серьезное затруднение. Чтобы достигнуть необходимой для физико-химического исследования точности, приходится самым тщательным образом отмывать фагоциты, так как загрязнение раствора посторонними, неизвестными исследователю примесями из серума в количестве до $10^{-5}$ m может уже существенно изменить реакцию. В этом отношении гораздо более удобным представляется другой объект: свободно живущие инфузории пресной или морской воды. Здесь гораздо легче заменить естественную среду искусственно приготовленным водным раствором, в котором инфузории живут и движутся часами и сутками, не обнаруживая никаких ненормальных уклонений, так что не представляется затруднительным перед перенесением в испытуемый раствор тщательно промыть их в «физиологическом» растворе точно известного состава. Подобно лейкоцитам, инфузории обнаруживают явление фагоцитоза, заглатывают твердые частицы и могут переваривать их в своих пищевых вакуолях. За последнее время это явление фагоцитоза у инфузорий было изучено весьма подробно проф. С. И. Метальниковым и его учениками в Биологической лаборатории им. П. Ф. Лесгафта. Но в исследованиях этой школы главное внимание обращалось на чисто физиологическую сторону вопроса: С. И. Метальников описывает привыкание инфузорий к заглатыванию тех или иных веществ, образование у них условных рефлексов; при такой постановке вопроса особая чистота растворов представлялась излишней.

Я поставил своею целью изучить именно физико-химические влияния на фагоцитоз инфузорий, а потому обратил главное внимание на промывку, чистоту химических препаратов, посуды и на тщательное приготовление растворов. В качестве объекта я выбрал пресноводную колониальную форму Carchesium lachmani, которая встречается в некоторых случаях в громадных количествах, обрастая густым белым пушком водные растения, сучья, камни. Состоящие порою из нескольких сотен экземпляров колонии этого вида прекрасно видны простым глазом, что чрезвычайно упрощает методику эксперимента. Это обстоятельство я уже имел случай использовать в своих

работах по физиологии морских сувоек, близкого к Carchesium рода Zoothamnium[1]. Заменяя морскую воду, в которой живут эти сувойки, искусственно приготовленными изосмотическими растворами, я констатировал, что содержание в этих растворах ничтожных (до 0,001 m) количеств ионов Ca играет весьма существенную роль. Но ведь такие же, а в некоторых случаях и значительно большие количества Ca и других ионов содержатся в обыкновенной пресной воде, служащей средою для многочисленных инфузорий, и с этой точки зрения пресную воду можно рассматривать как сложный раствор различных солей. В моей лаборатории производятся в настоящее время исследования над влиянием на жизнь различных инфузорий разнообразных составных частей пресной воды, как Ca, $CO_3$, $HCO_3$, H и OH. До сих пор удалось обнаружить лишь немного инфузорий, которые могут существовать в течение нескольких часов (и даже суток) в дестиллированной воде с электропроводностью $10^{-7}$ до $2.10^{-6}$. Но объект моих настоящих исследований Carchesium lachmani принадлежит именно к этой стойкой группе, и это обстоятельство также оказалось весьма существенным преимуществом этого объекта для моих целей. Перед тем, как перенести колонию сувоек в испытуемый раствор, я самым тщательным образом промывал ее в дестиллированной воде определенной электропроводности, перенося при помощи пипетки через несколько смен такой воды.

Необходимый для исследования материал я получал обыкновенно с московской городской станции по биологической очистке канализационных вод (поля орошения близ Перервы); Carchesium lachmani в огромных количествах заселяют здесь *сточную канаву, в которую поступает вода с почти уже законченной* минерализацией органических веществ. Вода из этой лужи с веткой, покрытой сувойками, помещалась в колбу, и к тому времени, когда эта колба попадала в мои руки, внутренняя стенка ее оказывалась покрытой молодыми свежими колониями. Получив колбу, я сливал мутную воду и, сполоснув ее, наливал дестиллированной водой простой очистки (электропроводность около $10^{-5}$). Для экспериментов я пользовался только теми молодыми колониями, которые развивались на стенках; в продолжение нескольких дней они сохраняли очень хороший свежий вид. При такой однообразной технике я достигал того, что мой материал в течение всего времени оставался совершенно однородным.

[1] Н. К. Кольцов, Исследования о сократимости стебелька Zoothamnium alternans, Биол. журнал, том II, 1911; N. K. Koltzoff, Über eine physiologische Kationenreihe, Archiv für die ges. Physiologie, Bd. 149, 1912—напечатано на стр. 263 и 355 настоящей книги.



Пользуюсь случаем, чтобы выразить свою глубокую признательность заведующему лабораторией при полях орошения С. Н. Строганову, благодаря стараниям которого была обеспечена аккуратность довольно хлопотливой доставки материала за 20 км от Москвы.

Для «кормления» сувоек я испробовал сначала целый ряд окрашенных порошков: растирал различные сорта угля, приготовлял сажу, брал кармин и другие нерастворимые в воде краски и, наконец, китайскую тушь. Я остановил свой выбор на последней, выбрав известный, один и тот же во всех экспериментах, сорт ее. Конечно, китайская тушь в химическом смысле не может считаться определенным чистым веществом, и с первого взгляда можно было бы допустить, что настой растертой в дестиллированной воде китайской туши содержит большое количество разнообразных солей. Опыт не подтвердил, однако, такого предположения. Когда была определена электропроводность настоя той крепости, которой я пользовался для своих экспериментов с фагоцитозом сувоек, то оказалось, что электропроводность осталась почти неизмененной по сравнению с дестиллированной водой. Таким образом, в своих экспериментах с фагоцитозом я был всегда уверен, что употребляемые мною растворы содержат не более как от 2 до $3.10^{-6}$ m на литр посторонних неизвестных мне электролитов.

Подготовляясь к постановке ряда обыкновенно одновременных экспериментов, я заранее растирал в агатовой ступке довольно густо тушь в нескольких кубических сантиметрах дестиллированной воды и брал отсюда пипеткой по одной капле настоя на 10 см³ приготовленных в стеклянных чашечках растворов; *при перемешивании получался слабо заметный серый оттенок.* Когда я прибавлял каплю настоя туши к воде, в которой жили Carchesium, то обыкновенно уже через 5 минут все особи, число которых иногда превышает сотню в одной колонии, образовывали свои первые черные вакуоли, а через 20 минут каждая инфузория оказывалась набитой массой черных вакуолей. Для того чтобы наблюдать образование вакуолей, не требуется сильных увеличений: я работал обыкновенно Apochr. 16 mm и 8 mm, лишь изредка прибегая к Apochr. 4 mm.

В тех случаях, когда требовалось точно установить момент полного прекращения фагоцитоза, я был принужден приготовлять препараты. После 20-минутного пребывания сувоек в испытуемом растворе я переносил их в небольшой капле на предметное стекло и быстро нагревал последнее на газовом пламени до полного испарения воды. Стебельки сувоек при этом, конечно, сокращались и инфузории свертывались в шары, но вакуоли сохраняли неизменно свою форму и их можно было без затруднения сосчитать.

## 1. Действие дестиллированной воды

Как указано выше, пребывание в дестиллированной воде в течение нескольких часов не оказывает заметного влияния на Carchesium, хотя бы за это время вода многократно сменялась. Этого времени совершенно достаточно, чтобы установить характер фагоцитоза. Поглощение зернышек туши происходит чрезвычайно энергично, и через короткое время у большинства инфузорий протоплазма оказывается переполненной черными вакуолями. Процесс происходит настолько быстро, что подметить разницу между фагоцитозом в обычной среде и в дестиллированной воде, не прибегая к приготовлению препарата, не удается.

Для иллюстрации я приведу следующие выдержки из своих протоколов:

Опыт 1-й

12/XII. Электропроводность дестиллированной воды 19,4° C $= 2{,}799 \cdot 10^{-6}$; по прибавлении нескольких капель настоя туши при 19,6°C электропроводность $= 2{,}822 \cdot 10^{-6}$. Кархезии, тщательно промытые дестиллированной водой, переносятся в дестиллированную воду+тушь. Температура опыта =18° C. Тотчас образуются черные вакуоли. На следующий день 13/XII все колонии еще живы, стебельки сокращаются, ресницы нормально работают. Во всех инфузориях многочисленные большие черные вакуоли.

Опыт 2-й

22/XII. 3 ч. 25 м. Восемь колоний Carchesium после многократной промывки в дестиллированной воде (электропроводность$=2{,}25 \cdot 10^{-6}$) положены в дестиллированную воду+тушь. Через 20 минут все убиты на предметном стекле нагреванием и подсушены. В каждой колонии подсчитаны особи с черными вакуолями и без них. Первых оказалось 20+49+31+49+9+27+41+19=245 особей; вторых—5+26+17+15+ +4+3+15+12=97 особей. Таким образом черные вакуоли в течение первых 20 минут образовались у 71% всех инфузорий. Большинство было набито вакуолями в такой степени, что число вакуолей нельзя было с точностью установить.

## 2. Действие нейтральных солей

Чтобы определить влияние осмотического давления, я ставлю параллельно опыту 2 в тот же самый день ряд опытов с растворами NaCl[1] различной крепости.

Так же, как в опыте 2, колонии Carchesium после 20-минутного пребывания в соответствующем растворе с тушью были убиты подогреванием предметного стекла и подсушены, после чего определено число инфузорий с черными вакуолями. Дестиллированная вода во всех опытах была одна и та же

[1] Препарат NaCl—от Kahlbaum—«гарантированной» чистоты.



($\ni = 2{,}5 \cdot 10^{-6}$), температура опытов =18° C. При сравнении приготовленных препаратов оказался следующий процент особей с черными вакуолями:

| № опыта | Раствор | Процент особей с черными вакуолями |
|---|---|---|
| 2 | Дест. вода | ок. 71 |
| 3 | 0,01 m NaCl | ок. 75 |
| 4 | 0,03 m NaCl | ок. 90 |
| 5 | 0,06 m NaCl | ок. 43 |
| 6 | 0,1 m NaCl | ок. 15 |

На основании этой серии опытов можно сделать вывод, что оптимум фагоцитоза лежит близ 0,03 m раствора NaCl, т. е. приблизительно соответствует осмотическому давлению пресной воды. Однако различие между действием этого раствора настолько невелико, что может быть замечено только на фиксированных препаратах. С другой стороны, гипертонические растворы резко подавляют фагоцитоз: в 0,1m растворе NaCl инфузории обезвоживаются и сморщиваются, хотя все еще продолжают нормально работать ресницами, а в некоторых случаях и захватывают тушь, образуя черные вакуоли. Таким образом фагоцитоз не прекращается совершенно даже при сильно повышенном осмотическом давлении.

Не удалось мне подавить способность к фагоцитозу и химическим действием различных «нейтральных» солей. При опыте этого рода я брал обыкновенно 0,01m растворы, к которым прибавлял на 10 см³ одну каплю растертой в дестиллированной воде туши. Почти во всех случаях результат получался один и тот же: спустя несколько минут кархезии заглатывали черные вакуоли. Таким образом я испытал следующие соли: $KCl$, $LiCl$, $CaCl_2$, $MgCl_2$, $SrCl_2$, $NaF$, $NaI$, $NaClO_3$, $Na_2HAsO_4$, $Na_2WO_4$, $Na_2CrO_4$, $Na_2Cr_2O_7$[1].

Ни одна из этих солей не обнаружила угнетающего действия на фагоцитоз, хотя я умышленно брал и такие соли, которые, вообще говоря, считаются ядовитыми. Так, в хромовых и мышьяковых солях кархезии погибают в течение короткого времени—в $Na_2Cr_2O_7$ уже за 10—15 минут, но все же успевают за этот срок образовать по нескольку черных вакуолей, так что на отравленных в этих растворах колониях некоторые инфузории оказываются набитыми тушью. Приходится заключить, что смертоносное действие растворов и действие, устраняющее фагоцитоз, не совпадают друг с другом.

[1] Все соли получены от Kahlbaum; большинство «mit Garantierschein».

Само собою разумеется, что 0,01 m растворы $CuCl_2$ и $HgCl_2$ убивают немедленно. Приходится сильно разбавить эти растворы, чтобы ослабить их ядовитое действие. Даже при разбавлении растворов $CuCl_2$ до $10^{-5}$ m кархезии умирают, по крайней мере немедленно по перенесении в этот раствор теряют способность работать ресницами. Но если такой раствор развести вдвое—до $5 \cdot 10^{-6}$m, то инфузории еще в течение нескольких минут живут, работают ресницами, и в течение этого времени многие особи успевают заглотить крупные черные вакуоли. В $10^{-7}$ $CuCl_2$ кархезии живут два часа и умирают, набитые черными вакуолями.

Точно так же и для $HgCl_2$ я определил пограничным раствором $5 \cdot 10^{-6}$ m; здесь кархезии еще успевают в течение нескольких минут до смерти заглотить черные вакуоли. Таким образом и для этих двух ядовитых солей мы не можем констатировать никакого специфического влияния на фагоцитоз; только смерть подавляет образование пищевых вакуолей.

Однако существуют соли, которые, вообще говоря, не считаются ядовитыми для протоплазмы и тем не менее совершенно подавляют фагоцитоз. Это—такие соли, которые только в химическом смысле могут быть названы нейтральными, но растворы которых благодаря диссоциации воды обнаруживают избыток Н- или ОН-ионов. Сюда принадлежат прежде всего $Fe_2Cl_6$ и $Al_2Cl_6$, растворы которых обнаруживают кислую реакцию, а с другой стороны, такие щелочные растворы, как $Na_2SiO_3$ и KCN. Позднее я постараюсь показать, что в этих растворах фагоцитоз подавляется действием не $Fe'''$, $Al'''$, $CN'$ и $SiO''_3$-ионов, а исключительно ионов водородных и гидроксильных, вызывающих кислую, соотв. щелочную реакцию.

### 3. Действие гидроксильных ионов

В следующей серии опытов я брал 0,1m титрованный раствор NaOH и разбавлял его дестиллированной водой (электропроводность $2{,}64 \cdot 10^{-6}$ при $t=19{,}5°$ С). Температура опытов в течение всей серии $=17{,}5°$ С.

Опыт 7

6/XII. 1 ч. 10 м. Несколько колоний положено в 0,0001 m NaOH+ +тушь. 1 ч. 15 м.—все инфузории работают ресницами, во всех образовалось по нескольку черных вакуолей. 8/XII. 12 ч. Большинство инфузорий живы, ресницы работают, стебельки сокращаются. Все набиты черными вакуолями. 10/XII. То же самое.

Опыт 8

6/XII. 1 ч. 25 м. Несколько колоний положены в 0,0005 m NaOH+ +тушь. 1 ч. 30 м. Во всех инфузориях образовались маленькие черные вакуоли. 1 ч. 40 м. Все инфузории набиты большими черными вакуолями (до 6—7 в каждой). 8, 9 и 10/XII. Все в хорошем состоянии с черными вакуолями.



Опыт 9

6/XII. 12 ч. 45 м.: положены в 0,001 m NaOH+тушь. 12 ч. 55 м. Большинство инфузорий в хорошем состоянии, работают ресницами. Только у трех инфузорий (из нескольких сотен) замечены черные вакуоли. 1 ч. То же. 1 ч. 05 м. У 20 инфузорий ресницы покрыты черными крупинками туши, но только немногие из них с черными вакуолями. 2 ч. 45 м. Все оставшиеся живыми инфузории с черными вакуолями. 8 9 и 10/XII. Многие инфузории еще живы, в хорошем состоянии, с черными вакуолями.

Опыт 10

6/XII. 1 ч. 40 м.: положены в 0,0015 m NaOH+тушь. 2 ч. 00 м. Не замечается ни одной черной вакуоли. Многие инфузории в хорошем состоянии. 2 ч. 10 м. Только у одного экземпляра замечена одна черная вакуоля. 2 ч. 20 м. Без перемен; две колонии перенесены в дестиллированную воду+тушь: почти мгновенно у большинства инфузорий образуются черные вакуоли. 8/XII. В растворе NaOH (несмененном!), так же как в дестиллированной воде, во всех оставшихся живыми инфузориях черные вакуоли.

Опыт 11

6/XII. 2 ч. 35 м.: положены в 0,002 m NaOH+тушь. 2 ч. 40 м. Почти половина инфузорий погибла и отпала от стебельков. 2 ч. 58 м. Есть еще много живых инфузорий, многие работают ресницами; ни у одной не образовалось черной вакуоли. 3 ч. 00 м. Две колонии перенесены из раствора NaOH в дестиллированную воду+тушь: почти во всех инфузориях тотчас же образовались маленькие черные вакуоли. 3 ч. 15 м. В дестиллированной воде все инфузории набиты черными вакуолями; в NaOH незаметно ни одной вакуоли. 8/XII. В дестиллированной воде все инфузории погибли; в растворе NaOH (несмененном) некоторые еще живы, с черными вакуолями. 10/XII. В NaOH (несмененном) есть еще несколько живых с черными вакуолями.

Опыт 12

6/XII. 2 ч. 45 м.: положены в 0,003 m NaOH+тушь. 2 ч. 55 м. Большинство погибло, некоторые еще живы, черных вакуолей нет. 3 ч. 20 м. Осталось очень немного живых инфузорий, все без черных вакуолей. 8/XII. Замечены только две живые инфузории, обе с черными вакуолями.

Из приведенной серии опытов мы видим, что гидроксильные ионы оказывают заметное влияние на фагоцитоз только при концентрации 0,001m и выше. При таком разведении фагоцитоз сильно замедляется, и в течение первых 20 мин. не образуется почти ни одной черной вакуоли. В более крепких растворах ОН инфузории более или менее быстро погибают. Однако даже в 0,002 m ОН воспринимающая поверхность протоплазмы претерпевает только обратимое изменение, и после перенесения в дестиллированную воду процесс фагоцитоза возобновляется. Таким образом задержка фагоцитоза и здесь не совпадает с отмиранием протоплазмы.

### 4. Действие кислот

Наибольшее внимание я посвятил влиянию водородных ионов. После нескольких серий опытов я установил, что с повышением концентрации действие кислот изменяется не постепенно, а скачками. В сильно разведенных растворах фагоцитоз происходит совершенно нормально.

Но когда концентрация повышается до известного предела, немедленно обнаруживается любопытное изменение: ресницы покрываются тончайшим осадком из частичек туши, сохраняя, однако, способность к мерцанию, причем заглатывание черных вакуолей происходит нормальным путем. При повышении концентрации черный осадок на ресницах становится сильнее и при сокращении сувойки, когда перистомальное поле с ресничной спиралью втягивается, покрытые тушью реснички образуют резко выраженную черную пробку; фагоцитоз и при такой концентрации продолжается, однако, вместо нормальных больших вакуолей образуются более мелкие овальные вакуоли и притом все в меньшем и меньшем количестве. Наконец, при дальнейшем повышении концентрации Н-ионов наступает момент, когда заглатывание туши совершенно приостанавливается. Но эта концентрация еще не является смертельной; ресницы и в таком растворе продолжают нормально работать, а стебельки при раздражении сокращаются. И самое подавление фагоцитоза является реакцией обратимой: будучи перенесены обратно в дестиллированную воду с тушью, инфузории начинают заглатывать черные вакуоли.

При описанной выше серии опытов выделяются особо две пограничных концентрации. Я называю пограничным раствором *A* такую концентрацию, при которой замечаются первые следы воздействия кислоты, т. е. появляется тонкий черный осадок на ресницах. В пограничном растворе *B* образование черных вакуолей прекращается. При достаточно полной серии опытов оказывается возможным определить обе пограничных концентрации для данной кислоты и получить таким образом достаточно точные величины для сравнения.

При сопоставлении полученных результатов я буду для краткости употреблять особые значки. Нормальное образование больших черных вакуолей я буду обозначать знаком ●●; знаком ●•—образование многочисленных мелких круглых и веретенообразных вакуолей; знаком •—последние следы фагоцитарной деятельности; и, наконец, тире будет соответствовать полному прекращению фагоцитоза. Что же касается ресниц, то значок + будет обозначать наличие черного осадка, значок —его отсутствие.

**1. Соляная кислота.** При постановке опытов описанной



ниже серии титрованный раствор 0,1m HCl разбавляется дестиллированной водой с электропроводностью $=2{,}17\cdot10^{-6}$, причем все опыты были поставлены в один и тот же день 30/I, при температуре 19—20° С (опыты 13—19).

| | № опыта | Разведение раствора | Образование вакуолей | Реснице |
|---|---|---|---|---|
| | 13 | 0,00003 | Тотчас же ●● | \| |
| | 14 | 0,00004 | » ●● | \| |
| | 15 | 0,00005 | » ●● | \| |
| Погранич. раств. *A* | | | | |
| | 16 | 0,00006 | » ●• | + |
| | 17 | 0,00007 | » ●• | + |
| | 18 | 0,00008 | Через 40 минут ●• | + |
| Погранич. раств. *B* | | | | |
| | 19 | 0,00009 | Через 40 минут — | + |

Таким образом описанная серия устанавливает для соляной кислоты следующую концентрацию пограничных растворов:

Пограничный раствор *A*—между $5\cdot10^{-5}$ m и $6\cdot10^{-5}$ m.

Пограничный раствор *B*—между $8\cdot10^{-5}$ m и $9\cdot10^{-5}$ m.

В другой серии опытов я определил несколько более низкие цифры для пограничных концентраций HCl. В $5\cdot10^{-5}$ m HCl образовался сильный черный осадок на ресницах, и образование черных вакуолей казалось уже несколько подавленным; только в $3\cdot10^{-5}$ m фагоцитоз шел вполне нормально. С другой стороны, в некоторых сериях образование черных вакуолей, хотя и при сильном черном осадке, наблюдалось даже в $10^{-4}$ m HCl.

Чтобы разъяснить влияние более крепких растворов HCl, я опишу ниже опыт с действием 0,0002 m HCl.

Опыт 20

3/XI. 2 ч. 38 м.: при температуре=17° С четыре колонии кархезиев (*A*, *B*, *C* и *D*) перенесены в 0,0002 m HCl+тушь. 2 ч. 53 м. Ни одной черной вакуоли! Сильный черный осадок на ресницах. Колония *A* перенесена в дестиллированную воду+тушь. 3 ч. 07 м. В колонии *A* образовалось много черных вакуолей; в *B*, *C* и *D* ни одной черной вакуоли не замечается. 3 ч. 25 м. Колонии *B* и *C* перенесены в дестиллированную воду +тушь. 3 ч. 40 м. В колонии *A* почти все инфузории с многочисленными черными вакуолями. *B*—в плохом состоянии; много инфузорий погибло, черных вакуолей не заметно; *C*—в хорошем состоянии, все инфузории работают ресницами, но не заметно ни одной черной вакуоли; *D*—сильно

повреждена, многие инфузории погибли, однако другие еще работают ресницами, ни одной черной вакуоли. 4 ч. 00 м. *B*—погибла; в *C* образовалось несколько черных вакуолей; *A* и *D*—как и ранее. На другой день 1 ч. 45 м. в *C* много инфузорий в хорошем состоянии с черными вакуолями.

Из вышеприведенного описания следует заключить, что и от действия соляной кислоты подавление фагоцитоза еще не обозначает отмирания инфузорий. Реакция здесь обратимая, и после перенесения не слишком пострадавших инфузорий из раствора кислоты в дестиллированную воду начинается заглатывание черных вакуолей; однако требуется еще некоторое время для того, чтобы остаточное действие кислоты окончательно исчезло.

**2. Щавелевая кислота.** Для этих опытов я брал щавелевую кислоту от Кальбаума и, приготовив 0,9%=0,1 m раствор, разбавлял его дестиллированной водой электропроводностью $2{,}5 \cdot 10^{-6}$. Я поставил много серий с $C_2H_2O_4$ в различное время и здесь приведу результаты трех из них (опыты 20—40).

**Серия 19/I при температуре 20°C**

| | № опыта | Раствор (*m*) | Образование вакуолей | После 40 мин. убиты; с черными вакуолями оказалось (в%) | Ресницы |
|---|---|---|---|---|---|
| | 20 | Дест. вода | ● ● | 94 | \| |
| | 21 | 0,00003 | ● ● | 90 | \| |
| Погранич. раств. *A* | | | | | |
| | 22 | 0,00005 | ● ● | 89 | + |
| | 23 | 0,00005 | ● ● | 97 | \| |
| | 24 | 0,00006 | • • | 19 | + |
| | 25 | 0,00007 | • | 8 | + |
| Погранич. раств. *B* | | | | | |
| | 26 | 0,00008 | — | 0 | + |
| | 27 | 0,0001 | — | 0 | + |
| | 28 | 0,001 | — | 0 | + |

**Серия 23/I при температуре 18° C**

| | № опыта | Разведение (m) | Образование вакуолей | Через 20 минут инфузорий с черными вакуолями (в %) | Ресницы |
|---|---|---|---|---|---|
| | 29 | 0,00003 | ● ● | 100 | \| |
| Погранич. раств. *A* | | | | | |
| | 30 | 0,00004 | ● ● | 100 | + |
| | 31 | 0,00004 | ● ● | 100 | + |
| | 32 | 0,00005 | ● • | 100 | + |
| | 33 | 0,00005 | • • | 6 | + |
| | 34 | 0,0005 | • • | 1 | + |
| Погранич. раств. *B* | | | | | |
| | 35 | 0,0001 | — | 0 | + |



**Серия 6/II при температуре 18° C**

| | № опыта | Разведение (m) | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| | 36 | 0,00003 | ● ● | \| |
| Погран. раств. *A* | | | | |
| | 37 | 0,00004 | ● ● | + |
| | 38 | 0,00005 | ● • | + |
| Погран. раств. *B* | | | | |
| | 39 | 0,00007 | — | + |
| | 40 | 0,00008 | — | + |

Подводя итоги этим трем сериям опытов, мы можем дать для щавелевой кислоты следующие цифры:

Пограничная концентрация *A*—между $3 \cdot 10^{-5}$m и $4 \cdot 10^{-5}$ m.

Пограничная концентрация *B*—между $6 \cdot 10^{-5}$m и $8 \cdot 10^{-5}$m.

**3. Уксусная кислота.** 100% кальбаумская $C_2H_4O_2$ разбавлялась дестиллированной водой с электропроводностью $2{,}17 \cdot 10^{-6}$.

Я опишу три серии, поставленные в разные дни (опыты 41—55).

**Серия 10/XI при температуре 18° C**

| | № опыта | Разведение (*m*) | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| | 41 | 0,0001 | ● ● | + |
| | 42 | 0,00012 | ● ● | + |
| | 43 | 0,0002 | ● • | + |
| Погран. раств. *B* | | | | |
| | 44 | 0,0003 | — | + |
| | 45 | 0,001 | Через 5 мин. все мертвы | |

Так как в этой серии уже 0,0001 m раствор уксусной кислоты дает осадок на резницах и таким образом удается определить лишь пограничный раствор В, то в следующей серии опыты начаты с более слабого раствора.

**Серия 14/XI при температуре 20° С**

| | № опыта | Разведение (m) | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| Погран. раств. *A* | 46 | 0,00008 | ● ● | \| |
| | 47 | 0,0001 | ● ● | + |
| | 48 | 0,00012 | ● ● | + |
| Погран. раств. *B* | 49 | 0,0002 | — | + |
| | 50 | 0,001 | Через 5 мин. все мертвы | |

**Серия 24/XI при температуре 17,5° С**

| | № опыта | Разведение (m) | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| Погран. раств. *B* | 51 | 0,0001 | ● ● | + |
| | 52 | 0,00015 | — | + |
| | 53 | 0,0002 | — | + |
| | 54 | 0,0003 | — | + |
| | 55 | 0,001 | Через 5 мин. все мертвы | |

Таким образом для уксусной кислоты устанавливаются следующие пограничные концентрации:

Пограничная концентрация *A*—между $8 \cdot 10^{-5}$m и $10 \cdot 10^{-5}$m.

Пограничная концентрация *B*—между $12 \cdot 10^{-5}$m и $15 \cdot 10^{-5}$m.

Ниже я опишу более подробно два опыта с уксусной кислотой.

Опыт 53

24/XI. 2 ч. 15 м.: несколько колоний положено в 0,0002 m $C_2H_4O_2$+ +тушь. 2 ч. 30 м. Все инфузории деятельно работают ресницами, которые покрыты густым черным осадком. Ни одной черной вакуоли. 2 ч. 55 м. То же самое. Колонии перенесены в дестиллированную воду+тушь. 2 ч. 58 м. Образовалось много черных вакуолей. 3 ч. 10 м. Большинство инфузорий набито черными вакуолями. На другой день. 2 ч. дня. Много живых инфузорий с черными вакуолями.



Опыт 54

24/XI. 2 ч. Кархезии положены в 0,003 m $C_2H_4O_2$+тушь. 2ч. 05 м. Большинство инфузорий со втянутым перистомальным полем. Некоторые однако еще открыты, ресницы еще работают и покрыты черным осадком. Ни одной черной вакуоли. 2 ч. 25 м. Движения ресниц уже не заметно, в остальном—без перемен. Перенесены в дестиллированную воду+тушь. 3 ч. 05 м. Многие инфузории образовали черные вакуоли, ресницы чисты и деятельно работают. 25/XII. 12 ч. Все погибли.

Таким образом подавление фагоцитоза и в этом случае, по крайней мере на первых стадиях, есть обратимая реакция, не совпадающая с отмиранием.

**4. Пропионовая кислота.** Нормальный раствор $C_3H_6O_2$ (соотв. 7,4% раств. кальбаумского препарата) разбавляется дестиллированной водой 2,64. $10^{-6}$ (при температуре 19,5° С).

**Серия 29/XI при температуре 18°С**

| | № опыта | Разведение (m) | Промежуток времени | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|---|
| Погран. раств. *A* | 56 | 0,00008 | Тотчас | ● ● | \| |
| | 57 | 0,00009 | » | ● ● | \| |
| | 58 | 0,0001 | » | ● ● | \| |
| | 59 | 0,0001 | » | ● ● | \| |
| | 60 | 0,0001 | Только через 30 м. | ● ● | \| |
| | 61 | 0,00011 | » » 40 м. | ● ● | \| |
| | 62 | 0,00012 | » » 1 час | ● ● | \| |
| | 63 | 0,00013 | Только через 1 ч. 30 м. | ● ● | + |
| | 64 | 0,00015 | » » 1 ч. 30 м. | ● ● | + |
| | 65 | 0,0002 | » » 1 ч. 30 м. | ● ● | + |
| | 66 | 0,001 | Через 10 минут погибли | | |

В опытах 56—65 инфузории оставались в растворе около 2 суток, после чего найдены в хорошем состоянии, наполненные черными вакуолями.

**Серия I/XII при температуре 16,5°С**

| | № опыта | Разведение (m) | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| Погран. раств. *A* | 67 | 0,00005 | Тотчас ● ● | \| |
| | 68 | 0,00007 | » ● ● | \| |
| | 69 | 0,001 | Только спустя 10 м. ● ● | \| |
| | 70 | 0,0003 | Спустя 1 ч. нет черн. вак. | + |
| | 71 | 0,0005 | » 1 » » » » | + |
| | 72 | 0,001 | Через 5—10 мин. погибли | |

Определить пограничную концентрацию *А*, в которой образуется черный осадок на ресницах, не представляется затруднительным. Следует, однако, заметить, что в более крепких растворах образование первых черных вакуолей задерживается: если окончить опыт через час, то пограничные концентрации *А* и *В* окажутся совпадающими, тогда как при двухчасовой продолжительности опыта выясняется неправильность такого заключения. Поэтому я предпочитаю для пропионовой кислоты пограничной концентрации *В* вовсе не определять.

П о г р а н и ч н ы й р а с т в о р *А*—между $12 \cdot 10^{-5}$m и $13 \cdot 10^{-5}$ m.

**5. Изомасляная кислота.** 4,4% раствор кальбаумского препарата принят за нормальный и разведен $2{,}64 \cdot 10^{-6}$ дистиллированной водой (опыты 73—81).

**Серия 3/XII при температуре 18°C**

| | № опыта | Разведение (m) | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| | 73 | 0,0001 | Тотчас ● ● | \| |
| | 74 | 0,00011 | » ● ● | \| |
| | 75 | 0,00012 | Через 20 м. только немного черн. вак. | + |
| | 76 | 0,00015 | Тотчас ● ● | \| |
| Погран. раств. *А* | | | | |
| | 77 | 0,00018 | Через 20 м. только немного черн. вак. | + |
| | 78 | 0,0002 | Через 20 м. только 2 черн. вак. Через 4 ч. все ● ● | + |
| Погран. раств. *В* | | | | |
| | 79 | 0,0003 | Через 4 ч. ни одной черн. вак. | + |
| | 80 | 0,0005 | Через 4 ч. ни одной черн. вак. | + |
| | 81 | 0,001 | Погибли | |

Обратимость реакции видна из следующего протокола:

О п ы т 79

3/XII. 4 ч. 40 м. Несколько колоний положены в 0,0003 m $C_4H_8O_2$-iso+тушь. Тотчас же образовался черный осадок на ресницах, ни одной черной вакуоли. 8 ч. 40 м. Все инфузории еще живы, работают черными ресницами; ни одной черной вакуоли. Все перенесены в дестиллированную воду+тушь. 8 ч. 55 м. В двух инфузориях образовались черные вакуоли.



П о г р а н и ч н ы й р а с т в о р *А* — между $12 \cdot 10^{-5}$ m и $18 \cdot 10^{-5}$ m.

**6. Молочная кислота.** Кальбаумский препарат соответствует 80% $C_3H_6O_3$, поэтому 11,25% молочная кислота принята за молекулярный раствор и разбавлена дест. водой $2 \cdot 16 \cdot 10^{-6}$ (опыты 82—89).

**Серия 25/XI при температуре 18°C**

| № опыта | Разведение (m) | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|
| 82 | 0,00008 | Тотчас ● ● | Переходящий осадок |
| 83 | 0,00016 | Через 20 мин. нет черн. вак. | + |
| 84 | 0,0004 | » » | + |
| 85 | 0,0008 | » » | + |

В опытах 84 и 85 инфузории найдены на другой день погибшими без черных вакуолей.

**Серия 26/XI при температуре 18°C**

| | № опыта | Разведение (m) | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| | 86 | 0,00008 | Тотчас ● ● | \| |
| | 87 | 0,00008 | ● ● | \| |
| | 88 | 0,0001 | Только через $1^1/_2$ ч. все с ● ● | + |
| Погран. раств. *В* | | | | |
| | 89 | 0,00012 | Через $1^1/_2$ ч. ни одной черн. вак. | + |

На следующий день в опыте 86 и 84 инфузории еще живы; в опытах 88 и 89 погибли, притом в опыте 89 найдены без черных ваукол ей.

Таким образом для молочной кислоты устанавливаются:

П о г р а н и ч н а я к о н ц е н т р а ц и я *А*—между $8 \cdot 10^{-5}$ m и $9 \cdot 10^{-5}$ m.

П о г р а н и ч н а я к о н ц е н т р а ц и я *В*—между $10 \cdot 10^{-5}$ m и $12 \cdot 10^{-5}$ m.

**7. Гиппуровая кислота.** За 0,01 m принят 0,179% раствор кальбаумского препарата. Опытами 90—105 (стр. 404) для гиппуровой кислоты устанавливаются:

П о г р а н и ч н а я к о н ц е н т р а ц и я *А*—между $5 \cdot 10^{-5}$ m и $7 \cdot 10^{-5}$ m.

**Серия 28/XI при температуре 17,5°С**

| | № опыта | Разведение (в m) | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| Погран. раств. *A* | 90 | 0,00007 | Тотчас ● ● | \| |
| Погран. раств. *B* | 91 | 0,00009 | Тотчас ● ● | + |
| | 92 | 0,0001 | » ● ● | + |
| | 93 | 0,00012 | Через 40 м. ни одной черн. вак. Через $4^1/_2$ часа во всех ● ● | + |
| | 94 | 0,00016 | Через $4^1/_2$ ч. ни одной черн. вак. | + |

**Серия 26/I при температуре 17°С**

| | № опыта | Разведение (m) | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| Погранич. раств. *B* | 95 | 0,0001 | Тотчас ● ● | ? |
| | 96 | 0,0001 | » ● ● | ? |
| | 97 | 0,00011 | Через 25 мин. ни одной черн. вак. | + |
| | 98 | 0,00012 | Через 40 мин. ни одной черн. вак. | + |
| | 99 | 0,00015 | Через 40 мин. ни одной черн. вак. | + |
| | 100 | 0,0003 | Через 40 мин. ни одной черн. вак. | + |
| | 101 | 0,001 | Через 40 мин. ни одной черн. вак. | + |

**Серия 27/I при температуре 17°С**

| | № опыта | Разведение (m) | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| Погранич. раств. *A* | 102 | 0,00005 | Тотчас ● ● | \| |
| | 103 | 0,00007 | Тотчас ● ● | + |
| | 104 | 0,00009 | » ● ● потом ● | + |
| | 105 | 0,0001 | » ● ● » ● | + |



Пограничная концентрация *B*—между $10 \cdot 10^{-5}$ m и $11 \cdot 10^{-5}$ m.

Результаты вышеописанных опытов с растворами кислот могут быть сопоставлены в следующей таблице.

| Кислоты | Пограничная концентрация *A* | Пограничная концентрация *B* |
|---|---|---|
| Соляная кислота HCl | Между $5 \cdot 10^{-5}$ и $6 \cdot 10^{-5}$m | Между $8 \cdot 10^{-5}$ и $9 \cdot 10^{-5}$m |
| Щавелевая кислота $C_2H_2O_4$ | » $3 \cdot 10^{-5}$ » $4 \cdot 10^{-5}$ | $6 \cdot 10^{-5}$ и $8 \cdot 10^{-5}$ |
| Уксусная кислота $C_2H_4O_2$ | » $8 \cdot 10^{-5}$ » $10 \cdot 10^{-5}$ | $12 \cdot 10^{-5}$ » $15 \cdot 10^{-5}$ |
| Пропионовая кисл. $C_3H_6O_2$ | » $12 \cdot 10^{-5}$ » $13 \cdot 10^{-5}$ | |
| Изомасляная кисл. $C_4H_8O_2$ | » $12 \cdot 10^{-5}$ » $18 \cdot 10^{-5}$ | $20 \cdot 10^{-5}$ » $30 \cdot 10^{-5}$ |
| Молочная кислота $C_3H_6O_3$ | » $8 \cdot 10^{-5}$ » $9 \cdot 10^{-5}$ | $10 \cdot 10^{-5}$ » $12 \cdot 10^{-5}$ |
| Гиппуровая кисл. $C_9H_9O_3$ | » $5 \cdot 10^{-5}$ » $7 \cdot 10^{-5}$ | $10 \cdot 10^{-5}$ » $11 \cdot 10^{-5}$ |

Из вышеприведенного сопоставления можно заключить, что действие всех исследованных растворов кислот определяется количеством свободных водородных ионов в растворе. Так как можно принять, что растворы HCl, содержащие менее чем $10^{-4}$ граммолекул на 1 литр, практически совершенно диссоциированы, то цифры, касающиеся HCl, можно принять соответствующими концентрации свободных H-ионов. Щавелевая кислота является двухосновной кислотой с довольно высокой константой диссоциации; поэтому легко понять, что по сравнению с одноосновной соляной кислотой растворы щавелевой кислоты дают тот же результат, как в $1\frac{1}{2}$ раза более крепкие молекулярные растворы HCl. Все остальные исследованные кислоты являются одноосновными, как HCl, но по сравнению с последней имеют гораздо меньшую константу диссоциации[1]:

| | |
|---|---|
| Уксусная кислота . . . . | $1{,}11 \cdot 10^{-5}$ — $1{,}83 \cdot 10^{-5}$. |
| Пропионовая кислота . . | $1{,}34 \cdot 10^{-5}$ — $1{,}45 \cdot 10^{-5}$. |
| Изомасляная кислота . . | $1{,}43 \cdot 10^{-5}$ — $1{,}62 \cdot 10^{-5}$. |
| Молочная кислота . . . . | $1{,}38 \cdot 10^{-5}$ — |
| Гиппуровая кислота . . . | $2{,}22 \cdot 10^{-5}$ — |

Отсюда следует, что, напр., $5 \cdot 10^{-5}$ m раствор уксусной кислоты содержит менее свободных H-ионов, чем $5 \cdot 10^{-5}$ m раствор

[1] Из Harald Lunden, Affinitätsmessungen an schwachen Säuren und Basen, Stuttgart, F. Enke, 1908.

соляной кислоты, а потому и не вызывает черного осадка на ресницах. Из всех испробованных слабых кислот молочная и гиппуровая кислоты имеют самые высокие константы диссоциации; может быть, в связи с этим и стоит то обстоятельство, что пограничные концентрации для этих кислот несколько ниже и приближаются к пограничным концентрациям для HCl.

Ниже я привожу еще ряд доказательств в пользу того вывода, что подавление фагоцитоза есть функция концентрации H-ионов.

### 5. Действие кислых солей

Как известно, растворы солей, сложенных из слабых оснований и сильных кислот, обнаруживают кислую реакцию, т. е. вследствие диссоциации воды содержат избыток свободных водородных ионов. При моих опытах в качестве солей такого рода я употреблял хлориды трехвалентных катионов Al и Fe.

Я начинаю с описания серии опытов от 13 и 14 марта, при которой было исследовано действие растворов $Al_2Cl_6$ при $t=19°$ C (опыты 106—115).

| | № опыта | Разведение (m) | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| | 106 | 0,000001 | ● ● | \| |
| | 107 | 0,000005 | ● ● | \| |
| Погранич. раств. *A* | | | | |
| | 108 | 0,000007 | ● • | + |
| Погранич. раств. *B* | | | | |
| | 109 | 0,000009 | — | + |
| | 110 | 0,00001 | — | + |
| | 111 | 0,00005 | Нет черных вакуолей, почти никакого осадка. Вся поверхность, в особенности у стебельков, становится мягкой и клейкой. Быстро отмирают | |
| | 112 | 0,0001 | | |
| | 113 | 0.0005 | | |
| | 114 | 0,001 | | |
| | 115 | 0,005 | | |

Из этих опытов вытекает, что подавляющее фагоцитоз действие растворов $Al_2Cl_6$ еще сильнее, чем действие изомолекулярных растворов HCl. Пограничная концентрация *A* лежит здесь между $5 \cdot 10^{-6}$ m и $7 \cdot 10^{-6}$ m; пограничная концентрация *B*—между $7 \cdot 10^{-6}$ m и $9 \cdot 10^{-6}$ m.

Чтобы установить точнее причину такой резкой ядовитости растворов $Al_2Cl_6$, я решил определить содержание в них водородных ионов путем определения электродвижущей силы в цепи с газовыми электродами. Но этот метод не может быть



применен к растворам слишком слабым, вследствие их недостаточной электропроводности. Чтобы повысить электропроводность, я принужден был вместо чистых растворов $Al_2Cl_6$ применять смеси 0,01 m раствора NaCl с различными количествами $Al_2Cl_6$. Я организовал следующую двойную серию опытов. Каждая приготовленная смесь $NaCl+Al_2Cl_6$[1] делилась на две порции: в одной порции С. Н. Скадовский определял содержание водородных ионов, а в другой я параллельно исследовал фагоцитоз у кархезиев. Полученные нами результаты соединены в следующей таблице.

**Серия 16/III при температуре 19,5°C**

| | № опыта | Разведение: NaCl | + $Al_2Cl_6$ | pH | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Погран. раств. *A* | 116 | 0,01 m | 0,000 005 m | | ● ● | I |
| | 117 | 0,01 m | 0,000 008 m | 4,87 | ● ● | + |
| | 118 | 0,01 m | 0,000 01 m | | ● ● | + |
| | 119 | 0,01 m | 0,000 012 m | | ● ● | + |
| | 120 | 0,01 m | 0,000 03 m | 4,58 | ● • | + |
| | 121 | 0,01 m | 0,0001 m | 4,36 | ● • | + |
| Погран. раств. *B* | 122 | 0,01 m | 0,0003 m | 4,16 | • | + |
| | 123 | 0,009 m | 0,001 m | 4,00 | | + |
| | 124 | 0,005 m | 0,005 m | 3,70 | Через 1 ч. погибли | |

Таким образом ясно, что ядовитое действие $Al_2Cl_6$ определяется действительно наличностью свободных водородных ионов, освобождающихся в данном случае благодаря диссоциации воды и образованию слабо диссоциирующихся молекул $Al_2(OH)_6$. Пограничный раствор *A*—содержит $10^{-4,87}$ m H-ионов, пограничный раствор, *B*—приблизительно $10^{-4}$H, совершенно так же, как при действии кислот.

То обстоятельство, что растворы $Al_2Cl_6$ оказываются еще более ядовитыми, чем изомолекулярные растворы HCl, находит простое объяснение в том, что при диссоциации воды на каждую молекулу $Al_2Cl_6$ освобождается при предельном разведении раствора до 6 ионов H; при более высоких концентрациях—менее.

При сравнении результатов последней и предыдущей серии опытов становится ясным, что ядовитое действие $Al_2Cl_6$ значительно ослабляется, от прибавления к раствору NaCl: даже в смеси из 0,01 m NaCl+0,0003 m $Al_2Cl_6$ образуются еще несколь-

[1] В таблицах я обозначаю: 0,01 m NaCl+0,000005 m $Al_2Cl_6$ такой раствор, в котором на 1 литр раствора приходится 0,01 граммолекулы NaCl и 0,000005 граммолекулы $Al_2Cl_6$.

ко маленьких черных вакуолей, между тем как в отсутствии NaCl даже 0,000009 m вполне подавляет фагоцитоз. Хотя я и не мог непосредственно определить содержание Н-ионов в 0,000009 m $Al_2Cl_6$, но не подлежит сомнению, что присутствие NaCl отодвигает равновесие ионов и молекул в растворе в сторону уменьшения свободных водородных ионов. Действие солей на диссоциацию я рассматриваю подробнее в следующем отделе.

* * *

Опыты с действием смеси $Fe_2Cl_6$ и NaCl собраны в следующей таблице (опыты 125—139).

**Две серии 16/III и 20/III при температуре 19—20°С**

| | № опыта | Разведение NaCl + $FeCl_6$ | | pH | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 125 | 0,01 m | 0,000 001 m | | ● ● | \| |
| | 126 | 0,01 m | 0,000 006 m | | ● ● | \| |
| Погран. раств. *A* | 127 | 0,01 m | 0,000 008 m | 4,58 | ● ● | + |
| | 128 | 0,01 m | 0,000 008 m | | ● ● | + |
| | 129 | 0,01 m | 0,000 01 m | | ● ● | + |
| | 130 | 0,01 m | 0,000 01 m | | ● ● | + |
| | 131 | 0,01 m | 0,000 01 m | | ● ● | + |
| | 132 | 0,01 m | 0,000 012 m | | ● | + |
| | 133 | 0,01 m | 0,000 012 m | | ● ● | + |
| | 134 | 0,01 m | 0,000 012 m | | — | + |
| | 135 | 0,01 m | 0,000 016 m | | ● | + |
| Погран. раств. *B* | 136 | 0,01 m | 0,000 02 m | 3,87 | — | + |
| | 137 | 0,01 m | 0,000 02 m | | — | + |
| | 138 | 0,01 m | 0,000 05 m | | — | + |
| | 139 | 0,01 m | 0,0001 m | | Погибают | |

Ясно, что в растворе $Fe_2Cl_6$ действие на фагоцитоз определяется, как и во всех описанных выше случаях, наличностью свободных водородных ионов. Пограничный раствор *A* и здесь содержит около $10^{-4,6}$ m, пограничный раствор *B* — около $10^{-4}$ m свободных водородных ионов.

### 6. Влияние солей на растворы кислот

Многие физиологи утверждают, что нейтральные соли оказывают антагонистическое влияние на ядовитое действие кислот. Так, М. Фишер в своих в высшей степени интересных работах об «Отеке» и «Нефрите»[1] приходит к тому заключению,

[1] Переведены на русский язык в издании «Наука», 1913.



что эти патологические процессы вызываются кислотами, точнее наличностью свободных водородных ионов, и что, с другой стороны, это ядовитое действие Н-ионов подавляется в присутствии известных солей, в особенности фосфатов и цитратов. Вследствие этого я счел нужным испытать, не имеют ли такого действия цитраты и фосфаты на подавление фагоцитоза у Carchesium в разведенных кислотах. Уже первые мои опыты дали мне важные результаты, подтверждая высказанное выше предположение. Так, в опыте 140 я взял 0,0002 m щавелевой кислоты, в которой кархезии тотчас же отмирают (см. опыт № 27) и прибавил такое же количество лимоннокислого натрия $Na_3H_5C_6O_7$. По прибавлении туши в смесь перенесены кархезии. Никакого следа ядовитого действия! Тотчас же образовались первые черные вакуоли и через 20 мин. все инфузории были набиты черными вакуолями.

Из этого предварительного опыта следует, что лимоннокислый натрий и здесь, как в опытах М. Фишера, является противоядием против действия кислот.

Совершенно таким же образом мне удалось обезвредить прибавлением $Na_3H_5C_6O_7$ и более крепкие растворы $C_2H_2O_4$, причем я констатировал образование черных вакуолей в следующих смесях (опыты 141—146).

| | | | |
|---|---|---|---|
| Опыт | 141 : 0,00025 m | $C_2H_2O_4$ + 0,01 m | $Na_3H_5C_6O_7$ |
| » | 142 : 0,001 m | $C_2H_2O_4$ + 0,01 m | $Na_3H_5C_6O_7$ |
| » | 143 : 0,01 m | $C_2H_2O_4$ + 0,01 m | $Na_3H_5C_6O_7$ |
| » | 144 : 0,025 m | $C_2H_2O_4$ + 0,025 m | $Na_3H_5C_6O_7$ |
| » | 145 : 0,05 m | $C_2H_2O_4$ + 0,05 m | $Na_3H_5C_6O_7$ |
| » | 146 : 0,015 m | $C_2H_2O_4$ + 0,01 m | $Na_3H_5C_6O_7$ |

В опытах 144 и 145 благодаря высокому осмотическому давлению инфузории казались сильно сдавленными и все-таки работали чистыми ресницами и образовали черные вакуоли. В опыте 146 были замечены лишь очень мелкие черные вакуоли в инфузориях при сильном черном осадке на ресницах: очевидно этот раствор лежал уже между пограничными концентрациями *A* и *B*. В следующем опыте (147) замечена еще большая недостача цитрата для обезвреживания кислоты: в 0,02 m $C_2H_2O_4$ + + 0,01 m $Na_3H_5C_6O_7$ не образовалось ни одной черной вакуоли, и инфузории быстро погибли.

Чтобы определить, в каком количественном отношении необходимо прибавить к $C_2H_2O_4$ цитрат натрия, я поставил следующие серии опытов (148—165):

**Серия 6—9/II при температуре 18° С**

| | № опыта | Разведение: $C_2H_2O_4 + Na_3H_2C_4O_7$ | | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|---|
| | 148 | 0,0002 m | 0,0008 m | ● ● | ǀ |
| | 149 | 0,0005 m | 0,0005 m | ● ● | ǀ |
| | 150 | 0,0005 m | 0,0005 m | ● ● | ǀ |
| Погранични. раствор *A* | | | | | |
| | 151 | 0,00055 m | 0,00045 m | ● • | + |
| | 152 | 0,0006 m | 0,0004 m | ● • | + |
| | 153 | 0,00065 m | 0,00035 m | • • | + |
| | 154 | 0,0007 m | 0,0003 m | • | + |
| Погранични. раствор *B* | | | | | |
| | 155 | 0,0008 m | 0,0002 m | — | + |
| | 156 | 0,00085 m | 0,00015 m | — | + |
| | 157 | 0,0009 m | 0,0001 m | Через 20 мин. погибли | |

**Серия 9/II при температуре 18° С**

| | № опыта | Разведение $C_2H_2O_4 + Na_3H_5C_6O_7$ | | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|---|
| | 159 | 0,003 m | 0,007 m | ● ● | ǀ |
| | 160 | 0,005 m | 0,005 m | ● ● | ǀ |
| | 161 | 0,005 m | 0,005 m | ● ● | ǀ |
| Погранични. раствор *A* | | | | | |
| | 162 | 0,006 m | 0,004 m | ● • | + |
| | 163 | 0,0065 m | 0,0035 m | • • | + |
| Погранични. раствор *B* | | | | | |
| | 164 | 0,008 m | 0,002 m | — | + |
| | 165 | 0,009 m | 0,001 m | Через несколько мин. погибли | |

Подобно щавелевой кислоте и соляную кислоту можно обезвредить, прибавив достаточное количество $Na_3H_5C_6O_7$; таким образом удается обезвредить даже 0,1m HCl (опыты 166—169).



**Серия 10/II при температуре 20,5°С**

| | № опыта | Разведение HCl + $Na_3H_5C_6O_7$ | | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|---|
| | 166 | 0,005 m | 0,005 m | ● ● | ǀ |
| Погранични. раств. *A* . . . | | | | | |
| | 167 | 0,0055 m | 0,0045 m | ● ● | + |
| Погранични. раств. *B* . . . | | | | | |
| | 168 | 0,006 m | 0,004 m | — | + |
| | 169 | 0,007 m | 0,003 m | Вскоре погибают | |

Чтобы определить причину противоядного действия цитрата в опытах 170—170 было определено при помощи капиллярэлектрометра содержание водородных ионов в растворах.

**Серия от 6/III при температуре 17,5°С**

| | № опыта | Разведение HCl + $Na_3H_2C_6O_7$ | | pH | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 170 | 0,005 | 0,005 | 4,99 | ● ● | |
| Погранични. раств. *A* | | | | | | |
| | 171 | 0,0044 m | 0,0046 m | 4,70 | ● ● | + |
| | 172 | 0,0056 m | 0,0044 m | 4,61 | ● ● | + |
| | 173 | 0,0058 m | 0,0042 m | 4,35 | ● • | + |
| | 174 | 0,0062 m | 0,0038 m | 3,92 | • | + |
| | 175 | 0,0064 m | 0,0036 m | 3,68 | • | + |
| Погранични. раств. *B* | | | | | | |
| | 176 | 0,006 m | 0,0034 m | 3,46 | — | + |
| | 177 | 0,007 m | 0,0034 m | 3,02 | Через 1 час погибли | |

Опыты 178—183 (стр. 412) выясняют, что лимоннокислый натрий является противоядием и против лимонной кислоты.

Благодаря двум последним сериям опытов причина противоядного действия $Na_3H_5C_6O_7$ разъяснилась: она лежит не в физиологическом, а в чисто физико-химическом действии. Прибавление лимоннокислого натрия влечет за собой перемещение равновесия ионов и молекул в растворе, причем свободные водородные ионы связываются. В таких смесях фагоцитоз устраняется совершенно, как только концентрация водородных ионов доходит до $10^{-4}$=0,0001m; а первые следы ядовитого действия

**Серия 11/III при температуре 19°C**

| | № опыта | Разведение $H_8C_6O_7$ + | $Na_3H_5C_6O_7$ | pH | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 178 | 0,0045 m | 0,0055 m | 4,50 | ● ● | \| |
| Погранична. раств. *A* | | | | | | |
| | 179 | 0,0048 m | 0,0052 m | 4,39 | ● ● | + |
| | 180 | 0,005 m | 0,005 m | — | ● ● | + |
| | 181 | 0,0055 m | 0,0045 m | 4,12 | ● • | + |
| | 182 | 0,0058 m | 0,0042 m | 4,075 | • • | + |
| Погранична. раств. *B* | | | | | | |
| | 183 | 0,01 m | — | Через 15 мин. погибли | | |

были замечены при концентрации $10^{-4,7}$ (опыт 171) соответств. $10^{-4,39}$ (опыт 179).

* * *

Подобно цитратам и фосфаты также нейтрализуют ядовитое действие кислоты и притом даже такие в химическом смысле кислые соли, как $Na_2HPO_4$ и даже $KH_2PO_4$ (опыты 184—188).

**Серия 13/II при температуре 17,5°C**

| № опыта | Разведение HCl + | $Na_2HPO_4$ | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| 184 | — | 0,01 m | ● ● | \| |
| 185 | 0,002 m | 0,008 m | ● ● | \| |
| 186 | 0,0025 m | 0,0075 m | ● ● | \| |
| 187 | 0,003 m | 0,007 m | — | + |
| 188 | 0,005 m | 0,005 m | Через 15 мин. погибают | |

Сравнивая эту серию с предыдущими, легко заметить, что нейтрализующее действие $Na_2HPO_4$ значительно слабее, чем для $Na_3H_5C_6O_7$. Чтобы устранить фагоцитоз, здесь приходится к раствору HCl прибавлять втрое более изомолекулярного раствора фосфата, между тем как цитрата достаточно взять для той же цели столько же, сколько кислоты.

Причина и здесь лежит не в каком-либо физиологическом отличии цитрата от фосфата, а в их физико-химической способ-



ности связывать свободные водородные ионы. Это доказывается следующими двумя сериями опытов, в которых параллельно определялась электродвижущая сила растворов (опыты 189—204).

**Серия 3—4/III при температуре 17,5° C**

| | № опыта | Разведение HCl+ | $Na_2HPO_4$ | pH | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 189 | 0,0025 m | 0,0075 m | 5,20 | ● ● | \| |
| Погран. раств. *A* | | | | | | |
| | 190 | 0,00252 m | 0,00748 m | 4,60 | ● ● | + |
| | 191 | 0,00254 m | 0,00746 m | 4,26 | ● ● | + |
| | 192 | 0,00258 m | 0,00742 m | | • | + |
| Погран. раств. *B* | | | | | | |
| | 193 | 0,0026 m | 0,0074 m | 4,00 | — | + |
| | 194 | 0,0028 m | 0,0072 m | 3,39 | Все погибли через 30 мин. | |
| | 195 | 0,003 m | 0,007 m | | | |

**Серия 4—5/III при температуре 17—18° C**

| | № опыта | Разведение HCl + | $Na_2HPO_4$ | pH | Образование вакуолей | Ресницы |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 196 | 0,00025 m | 0,00975 m | | ● ● | \| |
| | 197 | 0,00026 m | 0,00074 m | | ● ● | \| |
| Погранич. раств. *A* | | | | | | |
| | 198 | 0,00028 m | 0,00072 m | | ● ● | + |
| | 199 | 0,0003 m | 0,0007 m | 4,34 | ● ● | + |
| | 200 | 0,000304 m | 0,000696 m | 4,15 | • • | + |
| | 201 | 0,000308 m | 0,000692 m | 4,12 | • • | + |
| | 202 | 0,00031 m | 0,00069 m | | • | + |
| Погранич. раств. *B* | | | | | | |
| | 203 | 0,00032 m | 0,00068 m | | — | + |
| | 204 | 0,00034 m | 0,00066 m | | — | + |

В обеих последних сериях обращает на себя внимание та точность, с которой приходится устанавливать соотношение фосфата и соляной кислоты в растворе, чтобы получить определенную физиологическую реакцию—первое появление осадка на ресницах и прекращение фагоцитоза. Но определение кислотности показывает, что как раз на эти узкие пределы изменения концентраций и падает изменение в содержании Н-ионов от

$10^{-5}$ до $10^{-4}$. Такое совпадение является новым превосходным подтверждением того взгляда, что подавление фагоцитоза является действительно реакцией свободных водородных ионов.

* * *

Во время пребывания на зоологической станции в Виллафранке я воспользовался случаем, чтобы изучить влияние H-ионов на фагоцитоз у морских колониальных сувоек Zoothamnium alternans, объект моих первых исследований. Если прибавить туши к морской воде, в которой живут эти сувойки, то вскоре у всех инфузорий образуются большие черные вакуоли. Для подкисления я брал 0,1 m титрованный раствор HCl. Но так как в Виллафранке я не мог достать измерительных бюреток, то приготовленные мною смеси не могли быть достаточно точны. В конце концов я предпочел считать капли подкисляемого раствора HCl и для приблизительного определения концентраций принял, что в 1 $см^3$ воды или 0,01m растворе HCl содержится 20 капель. Я брал в стеклянные чашечки по 5 $см^3$ морской воды с тушью и прибавлял сюда 1, 2, 3 и т. д. капли 0,01m раствора HCl. Я принимал, что 5 $см^3$ морской воды +1 капля (=0,05 $см^3$) 0,01 m раствора HCl соответствует приблизительно 0,0001m HCl. В результате я получил следующие данные.

| | № опыта | Разведение в морской воде (m) | Образование вакуолей через 20 мин. | Ресницы |
|---|---|---|---|---|
| | 205 | 0,0001 | ●● | \| |
| | 206 | 0,0002 | ●● | \| |
| | 207 | 0,0004 | ●● | \| |
| Пограничн. раств. *A* . . . . | | | | |
| | 208 | 0,006 | ●● | + |
| | 209 | 0,008 | ● | + |
| Пограничн. раств. *B* . . . . | | | | |
| | 210 | 0,001 | — | + |
| | 211 | 0,0012 | — | + |
| | 212 | 0,0016 | — | + |
| | 213 | 0,002 | — | + |

Из результатов этой серии следует заключить, что и в морской воде H-ионы действуют подавляющим образом на фагоцитоз. То обстоятельство, что для полного подавления фагоцитоза к морской воде надо прибавить в десять раз больше HCl, чем к дестиллированной (ср. опыты 13—20), находит себе простое объяснение в тех фактах, которые описаны выше в настоящем отделе. В морской воде имеются налицо различные соли,



которые, очевидно, также связывают свободные H-ионы, как цитраты и фосфаты. Есть, однако, одна новая любопытная особенность морской воды: кислая реакция, обусловленная прибавлением HCl, с течением времени мало-помалу пропадает. В описанной выше серии я оставил до другого дня все чашечки с растворами и инфузориями. На другой день оказалось, что черные вакуоли появились и в тех опытах, где накануне фагоцитоз казался совершенно подавленным. Таким образом, даже прибавление 0,002m HCl к морской воде недостаточно для того, чтобы окончательно подавить фагоцитоз у Zoothamnium, тогда как Carchesium в пресной воде от прибавления того же количества HCl немедленно погибли бы.

Я много раз повторял эксперименты этого рода постоянно с одним и тем же результатом. Лишь 0,003 m HCl убивает Zoothamnium; в 0,0025 m HCl Zoothamnium выживают до следующего дня, однако черных вакуолей уже не образуют.

К сожалению, в Виллафранке я не мог определить содержание H-ионов в подкисленной морской воде, и причина ее нейтрализующего действия для меня осталась невыясненной. По всей вероятности, здесь играют роль карбонаты морской воды и газовый обмен с воздухом. Не подлежит сомнению, что способность морской воды нейтрализовать кислоты играет в жизни морских организмов не менее важную роль, чем такая же способность крови, обнаруженная у различных животных (см. также опыты 8—12).

## 7. Заключение

В результате описанных выше экспериментов я считаю установленным, что подавление фагоцитоза у Carchesium является главным образом функцией водородных ионов. Представлявшееся с первого взгляда вероятным влияние известных катионов и анионов, удалось свести к физико-химическому процессу освобождения водородных ионов при диссоциации воды. До сих пор я еще не нашел ни одного другого способа подавить фагоцитоз, не убивая кархезиев, кроме повышения концентрации H- и OH-ионов. При концентрации водородных ионов около $10^{-4,8}$m замечаются первые следы действия кислоты: черный осадок на ресницах. При концентрации $10^{-4}$m образование черных вакуолей прекращается.

В одной из прежних работ[1] я предложил новый биологиче-

[1] Исследования о спермиях десятиногих раков в связи с общими соображениями относительно организации клетки, Ученые записки Императорского московского университета, 1905, см. стр. 51 настоящей книги.

ский метод определения молекулярного веса: я установил, что все 0,15 m растворы неэлектролитов оказывают специфическое обратимое действие на спермии одного краба Inachus scorpio: имеющие форму звезд с длинными отростками клетки превращаются здесь в шарики.

Позднее исследования о сократимости стебелька сувойки[1] дали мне возможность выработать еще некоторые физико-химические методы биологического характера. При помощи этих инфузорий я мог открывать следы Mg-ионов в «дистиллированной» воде и установил, что различные сорта «поваренной соли» оказывают совершенно различное биологическое действие, так как одни сорта содержат много Mg, другие—также Ca, третьи только Ca без Mg и т. д. Мне удалось установить ряд катионов (K, Na, Rb, Cs, $NH_4$, Li, Sr, Mg, Ca), в котором каждый следующий ион, будучи прибавлен в ничтожном количестве, ослабляет ядовитое действие предшествующего иона.

В настоящее время кархезии дают нам в руки метод определять с большой точностью содержание в растворе свободных ионов. Мне кажется, что этот метод не менее заслуживает доверия и не менее чувствителен, чем колориметрический: ведь при помощи этого метода мне удавалось по большей части достаточно резко отличать друг от друга растворы, содержащие $8 \cdot 10^{-5}$ m и $10 \cdot 10^{-5}$ m. Конечно, метод измерения электродвижущей силы с водородными электродами точнее, но как раз при очень разведенных растворах с слабой электропроводностью этот метод не применим.

Я далек от мысли предлагать выработанный мною метод для практического пользования. Мне достаточно установить, что в этом, как во многих других случаях, живые клетки являются тончайшими механизмами, которые не менее чувствительны и не менее точны, чем тончайшие из измерительных приборов, изготовленных человеком.

* * *

Я еще не считаю возможным предложить полное теоретическое объяснение для действия водородных ионов на фагоцитоз у Carchesium. По всей вероятности, при известной концентрации водородных ионов наружный протоплазматический слой на ресницах и на дне глотки подвергается обратимому изменению. Повидимому, здесь имеет место какой-то физико-химический процесс: изменение поверхностного натяжения или вязкости, или же выпадения жела из коллоидального раствора. Возможно, что эти три ряда изменений вызываются одновременно и параллельно одной и той же причиной. Благодаря такому изменению наружного плазматического слоя прежде всего реснички становятся клейкими, не теряя еще, однако, своей обычной функции. Слой плазмы, выстилающий дно глотки, становится более вязким и обнаруживает уже более сильное сопротивление образованию вакуолей. Поэтому стенка образующихся на дне глотки вакуолей при повышении концентрации H-ионов становится мало-помалу все менее и менее растяжимой, а в связи с этим вакуоли мельчают. Большие вакуоли, образующиеся при нормальных условиях, имеют всегда шарообразную форму и обладают, повидимому, жидкой оболочкой, лишенной какого бы то ни было скелета; а маленькие вакуоли, образующиеся при избытке H-ионов, по большей части вытянуты и сохраняют эту определенную внешнюю форму даже тогда, когда свободно взвешены в протоплазме. Отсюда можно заключить, что теперь эти вакуоли одеты уже твердой мембраной, эластичность которой мешает жидкому содержимому вакуолей принять форму шара; это обстоятельство делает весьма вероятным, что при действии H-ионов действительно выпадает твердый коллоидный скелет в поверхностном слое вакуолей, превращающемся из гидрозола в гидрожел.

¹ Биол. журнал, т. 2, 1911, стр. 263 настоящего издания.



Можно поставить такой практический вопрос: дают ли нам описанные выше исследования над действием водородных ионов на Carchesium средство управлять фагоцитозом, по произволу усиливая или ослабляя его. В общей форме утверждать это я не могу. Возможно, что последующие исследования откроют и другие причины ослабления фагоцитоза, но поскольку удалось познакомиться с этим, до сих пор ослабление фагоцитоза является прежде всего функцией H- (реже OH-) ионов. В этом смысле, чтобы восстановить или усилить задержанный в данной среде фагоцитоз, необходимо нейтрализовать реакцию раствора. Если реакция данной среды была кислой, то наилучшим способом нейтрализации является прибавление фосфорнокислого или лимоннокислого натрия, так как при этом исключается опасность обратить реакцию в противоположную сторону. Само собою разумеется, что это относится только к сувойкам: насколько применимо такое заключение к фагоцитозу в широком смысле этого слова, покажут дальнейшие исследования.

# VIII. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЗДРАЖИМОСТИ ПИГМЕНТНЫХ, МУСКУЛЬНЫХ И ЖЕЛЕЗИСТЫХ КЛЕТОК[1]

## I

Все эффекторные элементы животного организма—мускулы, железистые и пигментные клетки—сходны между собой в том отношении, что деятельность их регулируется в первую очередь нервной системой, а затем—в большей или меньшей степени—химическим составом окружающей крови и, в частности, гормонами. По своему строению и по происхождению из зародышевых листков, а также по своей функции эти эффекторные элементы резко различны. Если мы в их функциональных особенностях находим много общего, то это общее приходится относить в первую очередь на однородность раздражимости.

Что касается нервной раздражимости, то мы все более и более приходим к заключению, что в основе ее лежит изменение концентрации неорганических ионов. Впервые Нернст (Nernst) раззил теорию, что нервное возбуждение на рецепторном конце нерва возникает в результате нарушения равновесия неорганических ионов. Эта идея была развита и подверглась экспериментальной и математической разработке в ряде исследований П. П. Лазарева. Однако из этих исследований еще нельзя вывести определенного заключения о том, какие именно неорганические ионы играют роль в возникновении нервного возбуждения в живом организме. С другой стороны, еще не может считаться достаточно убедительно установленным, что в ответ на нарушение ионного равновесия на рецепторном конце возникает соответственное нарушение ионных концентраций на эффекторном конце и что именно это изменение вызывает

[1] Доклад, прочитанный в Сорбонне (Париж) 17 января 1929 г., напечатан на русском языке в журнале «Успехи эксперимент. биологии», серия Б, вып. 1, 1929 и на французском языке в журнале Revue générale des Sciences, 31/III 1929.



возбуждение эффекторного органа—мускульной, пигментной или железистой клетки.

Я поставил целью своей экспериментальной работы определить влияние нарушения ионного равновесия на возбудимость разнообразных эффекторных органов. Если окажется, что такие нарушения в физиологически допустимых пределах вызывают одинаково возбуждение и мускульных, и железистых, и пигментных клеток, то это будет существенным доказательством, что функция эффекторных концов нервов сводится действительно к нарушению ионной концентрации. При этом должно определиться, какие конкретно неорганические ионы играют здесь роль.

Кроме нервной регуляции, эффекторные органы подчиняются также, конечно, гормональной регуляции. Но в то время как нервное возбуждение действует в живом организме участками, вызывая каждый раз работу только того эффектора, который с ним связан, увеличение содержания в крови того или иного гормона должно возбуждать все однородные эффекторы организма, которые на этот гормон реагируют. При этом эффекторы разных родов могут по-разному реагировать на один и тот же гормон. Закон «все или ничего», характерный для нервного возбуждения, может и не распространяться на гормональное возбуждение. Что касается возбудителей третьего рода—различных ядов и прежде всего алкалоидов, то хотя мною и собрано по этому вопросу много экспериментальных данных, но в настоящем докладе, посвященном естественному физиологическому возбуждению эффекторных органов, я не буду касаться этих экспериментов.

## II

Первым объектом моих исследований были хроматофоры в хвосте головастика лягушки; затем изучение было распространено на личинок других амфибий и на хроматофоры плавательных перепонок задней лапки кураризированных лягушек. Превосходным объектом являются пигментные клетки чешуи костистых рыб, в частности карася, а также хроматофоры сепий. Работа гладких мускульных волокон изучалась на сосудах различных изолированных органов млекопитающих; через сосуды пропускались физиологические растворы. Работа железистых клеток—на изолированных таким же путем слюнной железе собаки и молочной железе морской свинки. Сначала я опишу основные факты, касающиеся работы пигментных клеток в чешуях карася.

Шпет (Spaeth) в ряде работ обратил внимание на то, что чешуи костистой рыбы Fundulus представляют превосходный

объект для изучения физиологии хроматофоров. Но и наш пресноводный карась, повидимому, нисколько не уступает Fundulus, в противоположность многим испробованным мною морским рыбам. Я осторожно снимаю несколько чешуй карася, кладу их на предметное стекло нижней стороной вверх, отыскиваю под микроскопом поле зрения, где великолепные меланофоры видны с полной отчетливостью, прикрываю покровным стеклом на восковых ножках и начинаю пропускать те или иные солевые растворы, оттягивая с другой стороны пропускной бумагой. Все интересные стадии микрофотографирую, не прерывая опыта.

Прежде всего несколько слов об устройстве самого структурного механизма меланофоров костистой рыбы. Как это ни странно, до сих пор у нас имеются лишь самые туманные представления по этому вопросу. Когда-то считали естественным сравнивать пигментные клетки с амебами, выпускающими псевдоподии. Когда же, однако, было установлено, что втянутые при концентрации отростки восстанавливаются при экспансии в прежнем виде, сравнение с амебой было оставлено, и немецкий гистолог Балловиц ввел представление о том, что форма хроматофора со всеми его отростками остается будто бы неизменной во всю жизнь клетки; подвижность принадлежит будто бы только пигментным гранулам, которые при контракции стекаются к центру и агглютинируют в шарообразную массу, а при экспансии начинают двигаться центрифугально и заполняют опустевшие в период контракции, но сохраняющие свой просвет радиальные каналы. Эта точка зрения в настоящее время может считаться почти общепризнанной, но по моему мнению не согласуется с фактами. Я опишу строение пигментной клетки карася, как я ее себе представляю. От центра, занятого центросомой, расходятся во все стороны радиальные лучи. Эти эластические скелетные нити того же типа, как обычные соединительнотканные волокна; подобно последним они активно не изменяют своей формы, но как скелет определяют форму жидкой обтекающей их протоплазмы. Протоплазма, как у амебы, двух сортов: 1) прозрачная, почти незаметная в живом состоянии эктоплазма—я предпочитаю называть ее киноплазмой, так как приписываю ей сократимость всей клетки, и 2) зернистая, заполненная пигментными гранулами, эндоплазма. Движения гранул я считаю пассивными: это результаты сокращения поверхностной киноплазмы, как у амебы. Свободное броуновское движение гранул, равно как и их агглютинация, являются уже присмертными или посмертными процессами. Ядра при движениях пигмента не меняют своего места: вероятно они подобно ядрам многих инфузорий прикрепились к определенным пунктам скелетного аппарата. В период экспансии клетка имеет форму круглой



пластинки. Обе поверхности этой пластинки покрыты тончайшими пленками киноплазмы, между которыми растеклась эндоплазма, и в ней пигментные гранулы при максимальной экспансии лежат только в один слой. При начале контракции обе пленки киноплазмы сливаются прежде всего в промежутках между скелетными лучами, а вокруг последних остаются ряды пигментных гранул, расходящиеся звездообразно от центрального переполненного гранулами комка эндоплазмы. При дальнейшем натяжении киноплазмы вся эндоплазма с пассивно движущимися гранулами переходит во внутреннюю шарообразную массу. Во время максимальной контракции ядра, закрепленные на скелетных нитях, оказываются вне шарообразной массы эндоплазмы. Ничтожно тонкие молекулярные слои киноплазмы по длине скелетных волокон удерживаются смачиванием, а поверхность киноплазмы, одевающей шарообразную массу пигментированной эндоплазмы, без сомнения меньше, чем поверхность обеих киноплазматических пленок экспансированного меланофора. Все химические воздействия, ведущие к повышению поверхностного натяжения киноплазмы, должны вызвать контракцию; все воздействия, ведущие к понижению поверхностного натяжения—экспансию.

Длинный ряд предварительных экспериментов показал, что оптимальным осмотическим давлением обладают растворы изосмотичные 0,1 нормального раствора. Наиболее близким к физиологическому раствору является раствор, близкий к Tyrode, т. е. составленный из смеси 0,1 m хлористого натрия—900 см$^3$ + 0,1 m хлористого калия—20 см$^3$ + 0,066 m хлористого кальция—20 см$^3$ + 0,066 m хлористого магния—20 см$^3$ + 0,066 m двууглекислого натрия—5 см$^3$ + 0,05 $Na_3HPO_4$—5 см$^3$ + 0,2 m тростникового сахара — 30 см$^3$. В более простых смесях Рингера или Локка максимальной экспансии получить не удается.

Физиологический солевой раствор можно значительно разбавлять дестиллированной водой, не вызывая никаких следов контракции максимально экспансированных меланофоров. Но при разбавлении в 5 раз начинается своеобразное изменение: отростки меланофора разбиваются на капли, и этот процесс сопровождается частичной контракцией. Гранулы временно агглютинируют в комки, а затем снова распадаются, и начинается броуновское движение. Эта реакция необратима. Опыты с менее значительным разбавлением уравновешенного солевого раствора дестиллированной водой показывают, что изменение осмотического давления даже в широких размерах не влияет на экспансию меланофоров, чем значительно упрощается методика.

В противоположность этому изменение относительных концентраций отдельных ионов в уравновешенном солевом растворе

может вызвать резкое изменение. Я прибавляю к Tyrode те или иные соли всегда в растворе изосмотичном Tyrode или 0,1 m NaCl. В нормальном Tyrode процентное отношение Na : K = 100 : 2. Повышение концентрации калия в пять раз до 90 : 10 не вызывает никаких изменений. При дальнейшем повышении до 85 : 15 начинается ясная контракция меланофоров, однако не доходящая до максимума; но при соотношении Na : K = 80 : 20 наступает максимальная контракция. Теперь промывание чешуй с максимально контрагированными меланофорами раствором, давшим перед этим половинную контракцию, вызывает начало экспансии, но только до половины. Промывание чистым Tyrode доводит экспансию до максимальной. В одном опыте мне удалось вызвать контракцию группы меланофоров путем повышения концентрации K последовательно семь раз, и каждый раз после промывания Tyrode меланофоры максимально экспансировали.

Оставляя концентрацию K в растворе Tyrode неизменной, можно вызвать контракцию меланофоров путем повышения концентрации Ca или Mg, а также прибавляя растворы:

$$NH_4Cl, \quad LiCl, \quad BaCl_2, \quad SrCl_2, \quad BaCl_2.$$

Пограничные концентрации различных электролитов, вызывающие первые признаки контракции, а также концентрации, вызывающие максимальную контракцию, могут быть легко определены опытным путем. Получается ряд катионов, довольно близкий к обычным физиологическим рядам:

$$Na < Li < K < NH_4$$
$$Sr < Mg < Ca < Ba.$$

Я считаю, что раздражение меланофоров, вызываемое изменением концентрации катионов K и Ca в окружающем растворе, соответствует нервному раздражению. Может считаться хорошо установленным, что меланофоры оплетаются густой сетью концевых эффекторных нервных волоконец. При жизни возбуждение нервов выражается, повидимому, в нарушении отношения Na : K вокруг меланофора. Вполне вероятно, что содержание K или Ca (или обоих катионов вместе) в тонком слое вокруг киноплазмы может при этом возрасти в пять раз, как в моих опытах. Катионы K и Ca адсорбируются киноплазмой, которая в результате контрагирует. В моих опытах контракция происходит, очевидно, в результате прямого действия катионов окружающего раствора без посредства нервов: за это говорит нарушение закона «все или ничего», так как из опытов явствует, что с повышением концентраций K или Ca контракция усиливается, и наоборот. В крови живой рыбы столь значительных изменений концентрации, повидимому, происходить не может—у млекопитающих такие колебания измеряются максимум в 30—50% и закон «все или ничего», характеризующий нервное раздражение, может объясняться только тем, что при раздражении нерва на его эффекторном конце происходят каждый раз вполне определенные изменения концентрации катионов.



Кроме нервных раздражений, деятельность меланофоров в физиологических условиях регулируется, очевидно, также содержанием в крови гормонов. Мои опыты показывают, что адреналин и питуитрин играют здесь существенную роль. Адреналин уже при разбавлении в Tyrode в отношении 1 : 20 000 000 вызывает начало контракции, а при разведении 1 : 10 000 000 — полную контракцию. Эта реакция настолько чувствительна, что может служить для стандартизации адреналина. Прибавление питуитрина к растворам Tyrode, в которых повышена концентрация K, лишает эти растворы способности вызывать контракцию меланофоров. Изредка попадаются темные караси, у которых удается вызвать контракцию солевыми растворами лишь после длительной промывки в Tyrode. Повидимому, при жизни кровь таких рыб насыщена гормонами гипофиза. По всей вероятности, одновременное резкое потемнение или посветление вызывается действительно не нервными, а гормональными раздражителями всех хроматофоров и является результатом выделения в кровь питуитрина, соответственно адреналина.

## III

Меланофоры амфибий отличаются от меланофоров костистых рыб тем, что их скелет принадлежит—по крайней мере преимущественно—не им самим, но прилежащим соединительнотканным клеткам, волокнистые отростки которых образуют под эпидермисом сложное параллельное поверхности сплетение. Среди тончайших петель этого сплетения проходят местами более плотные пучки волокон, и эти пучки первыми смачиваются эктоплазмой расправляющихся амебообразных пигментных клеток и, таким образом, определяют направление их главных отростков. Так как сеть скелетных соединительнотканных волокон неподвижна, то при каждой экспансии пигментная клетка, будучи амебообразна и лишена собственной формы, образует приблизительно те же самые отростки, что при прежних экспансиях. В прозрачной живой коже головастика лягушки или личинки тритона, саламандры и аксолотля совершенно отчетливо видно, что в этом подэпидермальном волокнистом слое заложены тесно сближенные друг с другом альвеолы. Этот альвеолярный слой вместе с волокнами и является тем субстратом, по которому расплывается экспансирующий меланофор. Будучи совершенно шарообразным в период контракции

при максимальном поверхностном натяжении киноплазмы, меланофор при уменьшении поверхностного натяжения принимает форму звездочки с ясно выраженными отростками, идущими по главным волокнистым пучкам. При дальнейшем уменьшении поверхностного натяжения киноплазмы меланофор растекается по всему альвеолярному слою и принимает форму пластинки. Сначала в такой пластинке видно ясное альвеолярное строение, но при дальнейшем растекании все пигментные гранулы располагаются в один ряд под альвеолярным слоем, и пластинка кажется сплошной. Когда видишь такую картину, приходится решительно отбросить гипотезу о преформированных каналах с определенными стенками, внутри которых по Балловицу будто бы активно движутся гранулы.

Как известно, у амфибий, кроме меланофоров, имеются эритрофоры и опаловые лейкофоры, но на них я останавливаться не буду. Укажу только, что лейкофоры размещаются обычно вдоль по нервным волокнам, которые отчетливо видны в живой коже хвоста головастика. Связь меланофоров амфибий с нервами долго отрицалась, но в настоящее время, как мне кажется, установлена экспериментально.

Перехожу к основной теме—раздражимости меланофоров. Исследованиями ряда авторов и в особенности Хогбена (Hogben) установлено существенное влияние гормонов как регуляторов движения меланофоров амфибий. Питуитрин вызывает экспансию, адреналин—контракцию. Это явление удается легко наблюдать как при введении соответствующих растворов под кожу живой лягушке или головастику, так и на изолированных кусках хвоста личинок амфибий. Хогбен утверждает, что изменение концентрации ионов в солевых растворах почти не оказывает действия на меланофоры амфибий. Это, однако, неверно, и солевым раздражением можно вызвать у амфибий как максимальную контракцию, так и максимальную экспансию. Но удача этих опытов зависит в значительной степени от того, в какой мере кровь животного насыщена адреналином или питуитрином. Я кураризировал лягушек и наблюдал под микроскопом работу хроматофоров на растянутой перепонке задней лапки, зарисовывая или фотографируя время от времени определенное поле зрения, причем под кожу лягушки вводились испытуемые соляные растворы. Точно так же можно наблюдать под микроскопом работу хроматофоров в зависимости от действия солей у кураризированных путем инъекции головастиков, вводя им уколом по капле солевые растворы. Как правило меланофоры темной взрослой лягушки контрагируют, если им ввести под кожу 1 см$^3$ 0,066 m $CaCl_2$. Но в некоторых случаях кровь лягушки оказывается, повидимому, настолько насыщенной питуитрином, что требуется ввести 2—3 см$^3$ и больше



того же раствора $CaCl_2$, а изредка даже совсем не удается получить контракции. Превосходным антагонистом для контрагирующего действия кальция являются растворы таких солей натрия, которые с хлористым кальцием дают нерастворимый осадок, в особенности цитрат и оксалат. Инъекция 1 см$^3$ изосмотичного с кровью раствора щавелевокислого или лимоннокислого натрия вызывает немедленную экспансию меланофоров у лягушки, у которой только что была вызвана контракция путем вливания хлористого кальция. Очевидно цитраты и оксалаты действуют путем уменьшения содержания кальция в крови. Вливание посветлевшей от действия Са-ионов лягушке больших порций 5—10 см$^3$ хлористого натрия также вызывает экспансию, но только более слабую и медленную. Действие ионов К на меланофоры амфибий резко отличается от их действия на меланофоры карася. У амфибий К-ионы подобно Na-ионам вызывают не контракцию, как у рыб, а экспансию меланофоров, являясь антагонистами Са-ионам.

Как известно, в коже амфибий меланофоры и лейкофоры находятся обычно в противоположных фазах: когда меланофоры контрагированы, лейкофоры в экспансии, и наоборот. Это говорит за совершенно различную иннервацию, что и подтверждается, как указано мною ранее, наблюдением. Калий и натрий, цитрат и оксалат—анионы, вызывающие экспансию меланофоров, дают контракцию лейкофоров, а кальций на те и другие производит противоположное действие.

Влияние катионов и анионов проверено мною и на кусочках хвоста головастиков и личинок других амфибий, только здесь проникновение растворов через эпидермис совершается гораздо медленнее, чем через кровь.

Для объяснения того, почему К-ионы оказывают различное действие на меланофоры амфибий и рыб, необходимо было получить количественные данные по силе действия различных катионов. Получить количественные данные здесь труднее, чем у рыб: в изолированных хвостах проницаемость эпидермиса может быть различна, а при инъекции количественный результат зависит от насыщенности крови питуитрином или адреналином. Пришлось прибегнуть к массовым опытам. Одновременно инъицировалось по капле одного и того же солевого раствора под кожу 20—30 темным головастикам с максимально экспансированными меланофорами; несколько таких серий с различными растворами ставились одновременно в одних и тех же внешних условиях. Через определенные промежутки времени определялась степень контракции меланофоров на хвосте у головастиков с неостановившимся кровообращением. Степень контракции определялась цифрами от 0 (полная экспансия) до 4 (полная контракция). Для всей серии

головастиков, получивших одну и ту же инъекцию, выводилась средняя степень контракции, причем вычислялись вероятные ошибки. Оказывается, что при введении хлоридов всех катионов получается в первый момент контракция, но для Na она легкая и кратковременная, быстро сменяющаяся снова экспансией, для K более длительная. Для Ca еще более устойчивая. На основании этих исследований устанавливается следующий ряд катионов:

$$Na < NH_4 < K < Mg < Sr < Ca < Ba,$$

т. е. ряд, почти совпадающий с рядом, установленным для раздражимости пигментных клеток у карася. Только граница между ионами, вызывающими контракцию и экспансию, здесь сдвинута несколько влево. При введении в кровь лягушке или головастику контракцию вызывают все катионы ряда, начиная с Mg направо, а при действии на изолированные чешуи—к ним присоединяется также и K. Это присоединение может объясняться физико-химическими особенностями меланофоров и нервной системы рыб по сравнению с амфибиями.

## IV

Чтобы не удлинять чрезмерно своего доклада, я не буду останавливаться подробно на своих опытах по раздражимости хроматофоров головоногих моллюсков, над которыми я работал три месяца на Неаполитанской зоологической станции прошлым летом. Я не буду рассказывать также о том, как я толкую структуру этих сложных многоядерных или даже многоклеточных аппаратов. Может считаться вполне установленным, что хроматофоры работают здесь под контролем нервной системы, который я и стремился заменить непосредственным влиянием ионов. Я отрезал кусочки прозрачной плавниковой оторочки сепии и помещал их в солевые растворы. Хроматофоры обнаружили здесь три ряда активности, присущие меланофорам живой нормальной сети. В одних случаях кусочки быстро чернели, и меланофоры и ксантофоры оставались в спокойной максимальной экспансии; в других кусочки становились прозрачными, и под микроскопом можно было убедиться, что все хроматофоры находятся в полной точечной контракции; наконец, в третьих случаях и меланофоры, и ксантофоры пульсировали от максимальной контракции до максимальной экспансии, так что простым глазом можно было наблюдать, как кусочки быстро вспыхивали и тотчас же погашались. Я опишу только последние серии опытов, когда я вполне научился управлять раздражимостью хроматофоров солевыми растворами. Я разделяю главные компоненты морской воды на две порции—в одной—*A* —хлориды одновалентных катионов Na и K в той



пропорции, в которой они встречаются в морской воде (отношение Na : K = 97 : 3); в другой порции *B* хлориды двувалентных катионов Mg и Ca в пропорции 80 : 20. Я приготовляю 13 различных смесей этих двух растворов, начиная от чистого раствора одновалентных катионов, а в следующих смесях прибавляю к этому раствору *A*: сначала 1%, потом 2%, потом 4% и так далее раствора *B*. Последним в серии является чистый раствор бивалентных катионов. В первых пяти смесях кусочки остаются черными, и все хроматофоры находятся долгое время в спокойной экспансии, пока не разрушаются. Если к одновалентному раствору прибавляется от 10 до 20% бивалентного раствора, т. е. если бивалентных катионов в смеси оказывается немного больше, чем в морской воде, то начинается оживленная пульсация всех меланофоров. А в смесях с еще более повышенным содержанием бивалентных катионов все кусочки быстро светлеют, и все хроматофоры оказываются в спокойной точечной контракции. В продолжение нескольких часов можно переносить кусочки плавника из одной смеси в другую и уже через 1—2 минуты они принимают тот вид, который характерен для данной смеси.

Экспериментально может считаться установленной иннервация хроматофоров головоногих двумя рядами нервов: возбудителями и угнетателями. Возможно, что одни из них действуют на киноплазму самих хроматофоров, как в пигментных клетках рыб, вызывая их контракцию, а другие возбуждают мускульные волокна, растягивающие хроматофоры. Всего вероятнее допустить, что при раздражении всех нервов головоногих моллюсков на их эффекторных концах повышается концентрация двувалентных катионов. Тогда придется заключить, что киноплазма хроматофоров и киноплазма мускульных волокон по-разному относятся к действию двухвалентных катионов, совершенно так же, как различные хроматофоры амфибий: киноплазма тел хроматофоров сепий от повышения концентрации бивалентных катионов сокращается, как меланофоры амфибий, а мускульные волокна подобно лейкофорам амфибий при тех же условиях расслабляются. Во всяком случае объединение нервной и ионной возбудимости хроматофоров находит в опытах с сепиями очень простую формулировку[1].

[1] Изложенные в настоящем кратком докладе данные по раздражимости хроматофоров рыб, амфибий и сепий могут быть подтверждены хранящимися у меня тремя тысячами микрофотографий с моих опытов и несколькими сотнями построенных на основании этих микрофотографий кривых, которые иллюстрируют действие на хроматофоры различных ионов, гормонов и алкалоидов. Каждое воздействие иллюстрируется несколькими десятками микрофотографий, снимавшихся по мере надобности через несколько минут или даже секунд на протяжении порою многочасового опыта. (*Прим. автора к наст. изданию.*)

## V

Для изучения действия ионов как факторов, вызывающих раздражение мускульных клеток, в моей лаборатории были поставлены опыты с изолированными органами позвоночных. Изоляция органов производилась по методу Н. П. Кравкова. Вынимается орган у живого животного с неповрежденной сосудистой системой, и в артерию вставляется канюля, через которую пропускается тот или иной солевой раствор под определенным давлением. Считается число капель, вытекающих в минуту через вену: при расширении сосудов это число увеличивается, при сужении уменьшается. Таким образом по числу капель можно судить о работе мускульных стенок сосудов в зависимости от химического состава пропускаемого раствора.

Первая серия опытов поставлена с изолированной слюнной железой собаки. Сначала пропускается обычный рингер-локковский раствор; через некоторое время устанавливается равномерное протекание его по сосудам железы. При раздражении электрическим током хорды или артериальных нервов происходит сужение сосудов, т. е. сокращение их мускулов. Резкое сокращение сосудов происходит также при прибавлении к пропускаемому раствору слабых доз адреналина. Но столь же резкое сокращение сосудов, как от адреналина, происходит и от повышения содержания $CaCl_2$ в физиологическом растворе (от 4 до 12 частей Ca на 100 частей Na). Такое же, но менее резкое сужение сосудов производит и усиление концентрации K в физиологическом растворе. Наоборот, увеличение содержания Na—прибавление к рингер-локковскому раствору такого же объема 0,15 молекулярного NaCl вызывает расширение сосудов и увеличение числа протекающих капель, т. е. расслабление мускулов.

Та же самая картина получается при пропускании различных растворов через сосуды изолированных молочной железы, семенника и яичника. Во всех этих случаях повышение концентрации Ca- и K-ионов вызывает такое же сужение сосудов, как прибавление адреналина, а повышение концентрации Na—расширение сосудов. Таким образом мускульные клетки сосудов ведут себя в этих случаях совершенно так же, как хроматофоры рыб. Ca и K вызывают контракцию, а Na—экспансию.

## VI

Главной целью опытов с работой изолированных желез, которые ставятся в моем институте, является изучение раздражимости железистых клеток. Опыты с изолированной слюнной железой собаки ведутся по моему плану моим сотрудником д-ром О. В. Николаевым таким образом, что наряду с пропусканием физиологических растворов через сосуды можно определять количество выделяемой изолированной железой слюны: в слюнной проток вставлен капилляр, через который по каплям выделяется слюна. Уже при пропускании рингер-локковского раствора можно наблюдать медленное продвижение слюны по капилляру. Раздражение хорды вызывает резкое увеличение тока слюны, но на короткое время, после чего выделение слюны почти останавливается. Также действует и слабый раствор адреналина. Но наиболее эффектное увеличение количества слюны обнаруживается в результате повышения концентрации Ca-ионов до 2—10% по отношению к Na. Кальций, очевидно, наиболее сильный и в то же время длительный раздражитель слюнных клеток. При пропускании через сосуды изолированной железы физиологического солевого раствора с повышенным содержанием кальция можно гнать слюну часами и собрать ее до 10 см³ и более, причем консистенция слюны является достаточно вязкой. Повидимому, при раздражении нерва на эффекторном конце выделяется достаточное количество ионов Ca, чтобы вызвать резкое увеличение слюноотделения, но затем концентрация путем обмена выравнивается и дальнейшее слюноотделение останавливается. А при промывании желез раствором с повышенным содержанием Ca вызывается длительное раздражение железистых клеток, пока повышенная концентрация ионов остается неизменной вокруг клеток.

Что Ca-ионы действуют непосредственно на железистые клетки, а не через посредство нервов, доказывается следующим опытом д-ра Николаева: за неделю до изоляции слюнные железы живой собаки были денервированы, т. е. перерезана хорда и соскоблена поверхностная оболочка артерии. Когда нервы дегенерировали, железа была изолирована и обнаружила такое же слюноотделение от действия Ca-ионов, как и нормальные железы с нервами.

Повышение содержания Na, K и Mg в физиологическом растворе оказывает обратное—угнетающее действие на отделение слюны, которое быстро останавливается. Также действует, повидимому, и питуитрин.

Таким образом, в то время как мускульные клетки сосудов по отношению к раздражимости ионами сходны с хроматофорами рыбы, железистые клетки обнаруживают тот же тип раздражимости, как меланофоры амфибий.

За последнее время я поручил своей сотруднице Расходовой изучить работу изолированной молочной железы морской свинки под влиянием ионных раздражителей; уже удалось

наладить опыт, и изолированная железа гонит молоко при пропускании солевых растворов через сосуды. Установлено ясное воздействие повышения концентрации Ca: немедленно отделение молока значительно ускоряется.

## VII

Подведу итоги.

Я взял главные типы эффекторных органов: пигментные клетки, гладкие мышцы, железистые клетки, притом же у различных животных. Все эти эффекторные органы при раздражении соответствующих нервов приходят в возбуждение и контрагируют (термин «контракция» можно применить и к сокращению мышечного волокна и к активной стадии железистой клетки). Кроме раздражения нерва, контракция эффекторного органа во всех рассмотренных случаях вызывается также действием гормона адреналина. Наоборот, стадия расслабления—экспансия—в большинстве случаев вызывается гормоном гипофиза—питуитрином.

Повышение концентрации ионов Ca во всех рассмотренных случаях за исключением лейкофоров амфибий вызывает одинаковое действие: стадию контракции. Наоборот, понижение концентрации ионов Ca в омывающем растворе (путем разбавления раствора Tyrode или Рингер-Локка изосмотичным раствором NaCl) вызывает расслабление эффекторных органов—экспансию. Действие ионов в одних случаях (меланофоры амфибий и железистые клетки) совпадает с действием ионов Na, а в других (меланофоры рыб и мышечные клетки сосудов)—с действием ионов Ca. Все эти факты укладываются в стройную систему, если мы примем, что работа возбужденного нерва на его эффекторном конце сводится прежде всего к повышению концентрации Ca по отношению к Na вокруг эффекторного органа мускульной, железистой или пигментной клетки. Повышение содержания Ca на поверхности эффекторного органа, повышая поверхностное натяжение и соответственно изменяя другие физико-химические свойства, вызывает контракцию; отмывание Ca и замена его нормальным физиологическим раствором вызывает экспансию, расслабление. Возможно, однако, что физико-химическая природа нервного возбуждения в некоторых случаях может изменяться, и наряду с ионами Ca играет роль перемена концентрации ионов K. Однако более вероятно, что в тех случаях, где K-ионы вместо того, чтобы действовать как антагонисты ионам Ca, вызывают экспансию эффекторной клетки; это различие обусловливается не изменением физико-химического процесса на эффекторном конце нерва, а особенностью самой отвечающей на раздражение клетки. Во всяком



случае очевидно, что особенности раздражимости лейкофоров амфибий в сравнении с рядом лежащими меланофорами объясняется физико-химическими особенностями самих этих клеток: их экспансия вызывается теми ионными воздействиями, как контракция меланофоров и наоборот. Значит возбуждающее действие нерва и тождественное с ним повышение концентрации ионов Ca вызывает у лейкофоров экспансию, а у меланофоров—контракцию.

Гормоны, действующие непосредственно из крови на эффекторные органы, производят на их поверхностный слой такое же воздействие, как изменение ионных концентраций или нервное раздражение. При этом возникает изменение поверхностного натяжения и других физико-химических свойств эффекторного органа и соответственно контракция или экспансия.

Такое же непосредственное воздействие на эффекторный орган оказывают и различные алкалоиды и другие клеточные яды; по их действию на мои объекты уже собраны многочисленные данные, но я их не касался в своем докладе, так как они не принимают прямого участия в нормальном физиологическом возбуждении клетки.

---

# IX. ИСКУССТВЕННЫЙ ПАРТЕНОГЕНЕЗ У ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА[1]

## 1. Постановка проблемы партеногенеза

Проблема искусственного побуждения к развитию неоплодотворенных яиц имеет большое теоретическое значение, так как стоит в тесной связи с проблемой о роли процесса оплодотворения, столь широко распространенного в животном и растительном мире. Экспериментальные попытки получить искусственный партеногенез имеют за собою уже полувековую давность, и многие из них проводились крупнейшими биологами, вооруженными точными методами современной им биологии. Но до сих пор они преследовали исключительно теоретические цели и были оторваны от каких бы то ни было практических заданий. В настоящее время эта проблема кроме теоретического приобретает и большой практический интерес.

Селекция домашних животных и культивируемых растений, развивавшаяся в течение веков и тысячелетий путем накопления слепого опыта, становится на твердую почву научной генетики и освобождается мало-помалу от вековых нелепых предрассудков. В основу улучшения «породы» кладется умелое и осторожное использование «чистых» по возможности гомозиготных особей и линий. Однако в этом отношении животновод и растениевод оказываются не в одинаково благоприятном положении. У большинства растений, культивируемых человеком, получение чистых действительно гомозиготных линий не представляет больших трудностей, так как здесь по большей части возможно самоопыление. Но у домашних и лабораторных животных самооплодотворение невозможно; для очищения «породы» применяется внутрибрачие, имбридинг; но даже после нескольких десятков поколений внутрибрачия полного очищения и гомозиготности линий достичь не удается.

[1] Напечатано на русском языке в «Проблемах животноводства», 1932 и по-немецки в несколько измененном, частью сокращенном, частью дополненном виде в Biol. Zentralblatt, Bd. 52, H. 11—12, 1932.



В этом отношении большую услугу животноводам мог бы оказать искусственный партеногенез, который при некоторых условиях позволит закрепить за данной линией определенный комплекс хромосом с их стойкими впредь до случайного мутирования наследственными задатками.

К проблеме партеногенеза мы должны подходить теперь на цитологической основе, которой еще не было у пионеров в области разрешения этой проблемы. Неоплодотворенное яйцо, которое надо активировать, у некоторых животных оказывается в распоряжении экспериментатора на той стадии, когда оно уже выделило направительные тельца, в других же случаях еще до выделения. В обоих случаях экспериментатор может ожидать различных результатов от активирования. Если активируется яйцо, уже выделившее направительные тельца, то этим сразу кладется начало действительно чистой линии, так как такое яйцо содержит лишь один гаплоидный комплекс хромосом. Развитие такого яйца с гаплоидным комплексом в нормальный организм возможно, повидимому, только при удвоении числа хромосом при первом же дроблении активированного яйца. При таком удвоении все клетки будут содержать два одинаковых комплекса хромосом и из яйца разовьется нормальный организм, вполне гомозиготный по отношению ко всем генам. Если же такого удвоения не произойдет, то яйцо, вероятно, скоро остановится в развитии; если удвоение произойдет не в самом начале, а при одном из следующих дроблений, то развитие пойдет неправильно и получится уродливый зародыш, часть клеток которого будет с гаплоидными ядрами, а другая—с диплоидными.

При раннем удвоении все клетки будут содержать два одинаковых комплекса хромосом, и из яйца разовьется нормальный организм, вполне гомозиготный по отношению ко всем генам.

В случае если активация неоплодотворенного яйца происходит до выделения направительных телец, ожидание дальнейших результатов может быть двоякое. С одной стороны, возможно, что все пойдет тем же путем, как в предшествующем случае: выделятся направительные тельца, и гаплоидное ядро овоцита второго порядка путем слития двух первых ядер дробления приобретет диплоидный комплекс хромосом, что и обеспечит нормальный ход дальнейшего развития. Есть, однако, в этом случае и другая возможность: гаплоидное ядро овоцита второго порядка может слиться со вторым направительным тельцем, как это бывает в некоторых случаях естественного партеногенеза, и тогда яйцо начнет дробиться уже как диплоидное. Если второе деление созревания произошло, как наблюдается в большинстве случаев по типу эквационного деления, то оба комплекса хромосом во всех клетках развивающегося

зародыша будут одинаковыми и получится гомозиготный по всем генам организм. Если же второе деление созревания было редукционным, то при слиянии ядра овоцита второго порядка с ядром второго направительного тельца получится организм в той же мере гетерозиготный, как и мать, давшая яйца: получится точная копия матери. В последнем случае для практических целей было бы очень полезно научиться управлять судьбой ядра овоцита второго порядка, направляя его по желанию или в сторону удвоения числа хромосом для получения чистой линии, или в сторону слияния с ядром второго направительного тельца для получения полных копий материнского организма, раз последний отличается какими-либо ценными особенностями, зависящими от гетерозиготности тех или иных генов. В настоящее время представляется весьма вероятным, что в некоторых случаях «рекордистки», например куры, несущие очень большое число яиц, обязаны этой ценной своей особенностью именно своей гетерозиготности. У их дочерей даже от петухов-«улучшателей» эта сложная гетерозиготность обычно нарушается, чем и может быть отчасти объяснено то обстоятельство, что дочери «рекордисток» как правило дают гораздо меньшее число яиц по сравнению с матерями. Закрепить определенную гетерозиготность матери можно было бы лишь путем партеногенеза без редукционного деления.

Развивая план работ по искусственному партеногенезу, необходимо заранее наметить возможности распределения полов. У большинства животных, представляющих интерес для сельского хозяйства, женские гаметы все одинаковы и содержат кроме полного набора аутосом также X-хромосому, а спермии двух родов: на самку—с X-хромосомой и на самца с Y-хромосомой. В этом случае, если удвоение числа хромосом, необходимое для нормального развития партеногенетического яйца, произойдет путем слияния хромосомальных комплексов при первом же дроблении, из всех яиц развиваются исключительно женские особи с двумя хромосомами. Тот же результат получится и при слитии ядра овоцита и второго направительного тельца, получившегося путем эквационного деления. Замены одной из X-хромосомы диплоидного комплекса Y-хромосомой для получения мужского организма здесь ожидать не приходится, и возникновение самцов при таком партеногенезе возможно лишь путем метагамного перераспределения пола, например, в результате гормональных воздействий на развивающуюся самку.

Совершенно иную картину распределения полов при партеногенезе можно ожидать в тех немногих для сельскохозяйственных животных случаях, когда пол определяется прогамно яйцом, т. е. когда самка дает яйца двух родов—с X-хромосомой



на самца и с Y-хромосомой на самку, а спермии все одинаковы и несут X-хромосому. Это наблюдается у домашних птиц и у шелковичного червя. При удвоении числа хромосом развивающегося партеногенетически мужского яйца должен получиться нормальный мужской организм с полным двойным набором аутосом и с двумя X-хромосомами. А удвоение хромосом женского яйца даст неспособный, очевидно, к развитию комплекс, содержащий две Y-хромосомы и ни одной X-хромосомы. Только слитие ядра овоцита 2-го порядка с направительным тельцем, содержащим X-хромосому, или полное выпадение из овогенеза процесса редукционного деления может дать у этих животных самок и притом таких, которые представляют точную генотипическую копию матери. Стало быть для получения желательного количества самок путем партеногенеза у кур и шелкопрядов надо научиться определенно воздействовать на ход редукционного деления; можно будет также и искусственно метагамно вызывать перераспределение пола, что, повидимому, возможно у птиц.

Таким образом, экспериментатор, желающий всецело овладеть проблемой искусственного вызывания партеногенеза, должен расчленить ряд отдельных независимых друг от друга задач:

1. Активирование неоплодотворенного яйца к развитию в отсутствии спермия.
2. Удвоение числа хромосом путем слития двух хромосомных комплексов, образовавшихся при первом делении.
3. Слияние овоцита 2-го порядка со вторым или первым направительным тельцами, или при полном устранении редукционного деления.
4. Метагамное перераспределение пола.

Приступая летом текущего года к изучению проблемы искусственного партеногенеза у тутового шелкопряда, я на первый год поставил перед собою только первую из четырех перечисленных задач, включив сюда и сбор цитологического материала, который позволил бы в ближайшем будущем приступить к осуществлению и последующих задач.

## 2. Постановка проблемы искусственного активирования неоплодотворенного яйца

Яйцо, вышедшее из яичника, представляет собой независимый организм, действующий как единое целое. Но реакции этого организма на внешние воздействия строго ограничены. Яйцо не обладает обычно локомоторными функциями, свободным перемещением в пространстве, и не добывает пищи извне. Основной эффекторной реакцией зрелого яйца на внешнее раздражение является митотическое деление ядра и дробление;

эта реакция сопровождается целым рядом дробных физиологических процессов: изменением кортикального слоя (обособлением оболочки), изменением вязкости, повышением окислительных процессов, повышением активной кислотности и т. д. Морфологические реакции могут варьировать в зависимости от того, на какой стадии созревания находится яйцевое ядро в момент активирования и сопровождается ли активирование проникновением в яйцо спермия или нет.

В качестве первой рабочей гипотезы для объяснения реакции активирования мы можем провести аналогию между зрелым яйцом и мускульной или железистой клеткой. У мускульной клетки также имеется только одна ответная реакция, сопровождающаяся разнообразными химическими, физико-химическими и морфологическими процессами—реакция сокращения, контракции. Специфическим раздражителем для этой нормальной реакции мускульного волокна является нервное раздражение еще не выясненной окончательно химической и физико-химической природы. Но этот нормальный раздражитель может быть заменен непосредственными разнообразными экспериментальными воздействиями на мускульное волокно, повидимому, вызывающими в кортикальном слое мускульного волокна те же химические и физико-химические изменения, как и нормальное нервное раздражение.

Нормальным раздражителем, вызывающим активирование яйца, является спермий. Его внедрение вызывает некоторое изменение кортикального слоя яйца (может быть, частичный цитолиз, превращение желов в солы и обратно, изменение проницаемости поверхностного слоя, те или иные химические реакции энзиматозного или иммунного характера), а затем и морфологические процессы, приводящие к дроблению. При естественном партеногенезе этот нормальный раздражитель заменяется каким-то другим, нам еще совершенно неизвестным. Экспериментальные попытки вызвать искусственный партеногенез должны основываться на стремлении подобрать физический или химический раздражитель, адекватный нормальному специфическому раздражителю—внедрению спермия и прежде всего вызывающий те же еще не известные нам точно изменения в кортикальном слое яйца.

Первые попытки вызвать искусственный партеногенез относятся к тутовому шелкопряду. Пионером в этой области выступил русский зоолог проф. Московского университета А. А. Тихомиров (1885). Тихомиров применял температурные воздействия на неоплодотворенные яйца (погружение в теплую воду), механические (потирание щеткой) и химические (серная кислота). Уже при нормальных условиях некоторая часть неоплодотворенных яиц без всяких искусственных воздействий начинает развиваться партеногенетически, однако таких яиц бывает обычно менее 1 %. В опытах Тихомирова этот процент благодаря искусственным воздействиям повышался. Но Нуссбаум[1] (1899), проверявший работу, не мог заметить такого повышения процента партеногенетических яиц под влиянием внешних возбудителей. Проблема искусственного партеногенеза тутового шелкопряда была на несколько десятков лет заброшена. Шелководы ограничивались изучением естественного партеногенеза, пытались по большей части неудачно получить из естественно партеногенетических яиц гусениц и бабочек, или увеличить число естественно партеногенетических яиц путем воздействия на предыдущее поколение. Оказалось, что при начавшемся естественном партеногенетическом развитии большая часть яиц гибнет на ранней стадии развития, в редких случаях образуются зародыши и выходят мураши, которые по большей части не жизнеспособны. Только за самое последнее время японскому зоологу Харутаро Сато[2] удалось получить путем искусственной обработки неоплодотворенных яиц соляной кислотой некоторое количество живых червей и размножающихся бабочек. Однако ни точных указаний на свою методику, ни цифрового материала по повышению процента естественного партеногенеза автор в этой статье не приводит, и у читателя не создается уверенности, что автор имел дело действительно с искусственным, а не с случайным естественным партеногенезом. Мои опыты были уже значительно продвинуты вперед, когда я прочитал статью Сато.

Однако идея о возможности искусственного вызывания партеногенеза, остановившаяся в своем развитии на избранном первом объекте—тутовом шелкопряде,—получила дальнейшее и очень интересное развитие на других объектах и прежде всего на яйцах иглокожих, которые в естественных условиях, повидимому, никогда не развиваются партеногенетически. Джек Лёб[3] разработал сложную методику искусственного партеногенеза для яиц морского ежа: первоначально вызываются кортикальные изменения и образование яйцевой оболочки слабым раствором валериановой или масляной кислоты; затем яйца переносятся в морскую воду с повышенной осмотической концентрацией, и спустя некоторое определенное время возвращаются в чистую нормальную морскую воду, где иногда все без исключения начинают развиваться и дают нормальных



[1] M. Nussbaum, Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 53, p. 444, 1899.

[2] Harutaro Sato, Biologisches Zentralblatt, Bd. 51, Heft 7, 1931.

[3] Работы Лёба собраны в его книге: Untersuchungen über künstliche Parthenogenese, Leipzig, 1906.

личинок; некоторых удалось довести до метаморфоза и получить вполне развитых морских ежей.

Параллельно с Д. Лёбом работал над той же проблемой И. Делаж[1], который, исходя из других теоретических соображений, предложил иную методику активирования неоплодотворенных яиц, дающую также превосходные результаты; но мисс Ллойд[2], разбирая подробно методику Делажа, пришла к заключению, что она представляет лишь несущественное изменение методики Лёба.

Однако метод активирования, разработанный Лёбом для морских ежей, вовсе не является универсальным даже в пределах типа иглокожих. Оказалось, что у морских звезд партеногенез вызывается непосредственно масляной кислотой, а вторая фаза—действие повышенного осмотического давления—излишня. С другой стороны, раздражение кислотой яиц Asterina можно с полным успехом заменить воздействием определенной повышенной температуры в течение определенного времени (при очень высоком температурном коэффициенте реакции $Q_{10}$=240—400—Lillie, 1915[3]).

Для аннелиды Chaetopterus активирование неоплодотворенных яиц полностью достигается воздействием несколько повышенного осмотического давления морской воды в течение часа, причем получаются нормальные личинки. Такой же эффект от повышения осмотического давления морской воды получен Лёбом для яиц некоторых моллюсков (Acmeaea, Lottia). Даже легкое повышение содержания K в морской воде может вызвать нормальное активирование яиц у Chaetopterus, а у другой аннелиды Amphitrite повышение концентрации K не дает активирующего эффекта, за то полное активирование достигается легким повышением концентрации Са-ионов в морской воде. В этих случаях аналогия с раздражимой мускульной клеткой или хроматофором особенно очевидна.

Повидимому, и механическое раздражение может вызывать активирование неоплодотворенных яиц морских животных: А. Мэтью вызывал развитие яиц морской звезды (Asterias) многократным встряхиванием. Дж. Лёб признает действительность механического раздражителя также для яиц аннелид, где для активирования достаточно простого переноса неоплодотворенных яиц пипеткой в другой сосуд, но не для яиц морских ежей.

Попытки получить искусственный партеногенез яиц позво-

[1] Y. Delage et M. Goldsmith, La parthénogenese naturelle et expérimentale, Paris, 1913.
[2] D. Lloid, Archiv für Entwicklmech., Bd. 38, 1914.
[3] R. Lillie, Biol. Bull., 1915.



ночных животных производились еще в прошлом столетии, вскоре после пионерской работы А. А. Тихомирова. В 1887 году Девиц[1] получил поверхностное дробление неоплодотворенного яйца лягушки после воздействия сулемой. Н. М. Кулагин[2] вызывал дробление яиц амфибий и рыб действием дифтеритного антитоксина, т. е. сложного комплекса органических и неорганических веществ. Но наиболее успешной оказалась методика, разработанная Батальоном[3]: для полного активирования неоплодотворенных яиц лягушки достаточно укола в поверхностный слой тонкой иглой, смоченной кровяной плазмой, после чего яйца могут развиться в половозрелых лягушек обоих полов с диплоидным числом хромосом (Дж. Лёб, Р. Гольдшмидт). Таким образом мы видим здесь соединение механического и химического раздражения.

Все описанные методы активирования применялись к неоплодотворенным яйцам, которые откладываются самками в наружную среду и доступны для экспериментального воздействия. Из животных, представляющих интерес для животновода, сюда относятся тутовый шелкопряд и пчела, рыбы и птицы. Неоплодотворенные яйца млекопитающих домашних животных недоступны для подобных воздействий. Однако не исключена возможность и здесь наметить пути экспериментального активирования. Гертвиги[4] показали, что подвергая сперму саламандры достаточно сильному, однако не убивающему действию эманации радия и осеменяя этими спермиями яйца тритона, можно получить нормально развивающихся личинок тритона, которые обладают исключительно материнскими признаками. Спермии саламандры, попадая в яйца тритона, активируют их, но ядра сперматозоидов, испорченные эманацией радия, не принимают участия в развитии яйца, и последнее идет чисто партеногенетически. При современной высоко развитой технике искусственного осеменения у млекопитающих животных следовало бы испробовать этот метод. Вполне возможно, что удастся найти такую дозировку облучения спермы барана, при которой спермии, сохраняя свою подвижность, могут активировать яйца козы к партеногенетическому развитию. В этом случае активатором явится специфический, хотя и не вполне нормальный раздражитель.

[1] J. Devitz, Biolog. Zentrbl., Bd. 7, S. 93, 1887.
[2] N. M. Kulagin, Zool. Anz., Bd. 21, S. 653, 1898.
[3] F. Bataillon, Arch. für Entwicklmech., Bd. 38, 1910; C. R. Acad. Sc., Bd. 150, Arch. de Zool. exp. et gen., S. 5. t. 6, 1911. C. R. Acad. Sc., vol. 152.
[4] O. Hertwig, Arch. für mikr. Anat., Abt. I, 82, S. 1—63, 1913; G. Hertwig, Ibidem. Abth. II, 81, S. 87—127, 1913; G. R. Hertwig, Ibid., Abt. II, 1914.

* * *

Подводя итоги, мы видим, что почти для всех животных, у которых только пытались вызвать искусственное активирование неоплодотворенных яиц, удалось выработать соответствующие методы, дающие более или менее удовлетворительные результаты. Для каждого рода животных эти методы оказываются различными. Но принятая нами предварительная рабочая гипотеза об аналогии между активированием неоплодотворенного яйца и раздражением эффекторных клеток—мускульных, пигментных и железистых—пока выдерживает проверку поставленными до настоящего времени опытами. Вырабатывая методику активации яиц для того или иного животного, следует подыскать такой раздражитель, который проникал бы к кортикальному слою яйца, обычно прикрытому более или менее прочными защитными оболочками. Этот раздражитель должен быть достаточно интенсивным, чтобы вызвать адекватное оплодотворению изменение кортикального слоя, и в то же время не превышать пределов жизнеспособности яйца.

При выборе испытуемых раздражителей приходится руководствоваться имеющимися налицо данными по активации партеногенетических яиц у разных животных. К сожалению вполне обоснованной теории механизма активации (так же как и теории механизма раздражимости эффекторных органов) у нас до сих пор не имеется. Все-таки при этом выборе приходится пользоваться некоторыми гипотезами относительно природы активации: физико-химической (роль ионных зарядов поверхностного слоя, желатинирование и разжижение коллоидов, изменение проницаемости и пр.), физиологической (изменение окислительных процессов), химической (специфические агенты, реакции характера иммунных) и пр. Но каждый новый объект представляет свои трудности для применения обычных раздражителей.

## 3. Экспериментальная часть

1

Большая часть настоящей работы проведена мною летом текущего года на Шелководной зональной станции Грузии в Кутаисе. Эту работу я вел здесь совместно с командированной Институтом экспериментальной биологии НКЗ М. П. Садовниковой-Кольцовой. Осенью этого года я получил в Москве одну партию коконов из Кутаиса и две партии из Тифлисского шелководного института. Обоим этим шелководным учреждениям я выражаю свою признательность; особенно ценно для нас было то внимательное отношение, которое встретила наша работа со стороны администрации Кутаисской станции.



Здесь могут быть изложены только предварительные результаты по поставленной в плане 1931 года первой части общей проблемы партеногенеза тутового шелкопряда, т. е. изложена выработанная мною методика активации яиц. Собранный материал подвергается цитологическому микроскопическому изучению, которое еще не закончено; эту работу ведет С. Л. Фролова. В настоящем сообщении я только слегка касаюсь результатов микроскопической обработки, а также откладываю опубликование данных по биологии кладки яиц неоплодотворенными бабочками разных пород и подсчеты процента яиц, начинающих при естественных условиях развиваться партеногенетически. Через мой эксперимент проходили японская бивольтинная и кутаисская бивольтинная породы, Ascoli, багдадская и некоторые гибриды. Неоплодотворенные яйца разных пород обнаруживают различную чувствительность по отношению к реактивам—раздражителям.

2

Я начал работу с попытки применить к яйцам шелковичного червя те методы, которые были выработаны прежними исследователями для активации яиц, развивающихся в воде. Очень скоро обнаружилась непригодность этих методов для грены шелковичного червя. Здесь яйцо окружено плотной скорлупой альбуминоидного состава, препятствующей обмену воды и растворенных в ней веществ. Для медленного обмена остается лишь микропиле и тончайшие поры оболочки, заполненные, повидимому, какими-то продуктами выделения протоплазмы. Ни дестиллированная вода, ни сильно концентрированные солевые растворы не оказывают видимого действия на яйца тутового шелкопряда как неоплодотворенные, так и оплодотворенные, и ничем не отличаются от уравновешенного физиологического раствора. Дестиллированной или дождевой водой можно промывать оплодотворенную грену часами, не нарушая правильного выхода и развития червей. Этот метод промывки грены применяется широко в промышленном шелководстве.

Наиболее простым методом раздражения, для которого скорлупа яйца не представляет трудно преодолимого препятствия, является повышение температуры, при помощи которого легко удается вызвать искусственный партеногенез у морских звезд. Этот метод и на шелковичном черве дал сразу удовлетворительные результаты.

В ряде опытов я проводил неоплодотворенные яйца в течение 1—30 минут через воду, нагретую до 40—60° С, а потом высушивал на воздухе при комнатной температуре. Во всех случаях более или менее значительный процент яиц активировался, и начиная с третьего дня они темнели, однако неравно-

мерно, некоторые с большим запозданием. При расщипывании пигментированных яиц в ацетокармине можно было обычно наблюдать пигментные и желточные клетки, а иногда удавалось наблюдать и зародыш. Для примера я приведу сводку данных

Таблица 1

**Опыт 50. Активация яиц Асколи и китайской золотой путем погружения в воду при температуре 45° C**

| | Серия | Воздействие температуры в мин. | Число яиц | Число пигментированных яиц по дням воздействия | | | | | | Процент активации |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 2 | 3 | 5 | 7 | 10 | 12 | |
| Неоплод. | а | 2 | 180 | 0 | 11 | 11 | 12 | 12 | 12 | 6,6 |
| | б | 4 | 126 | 3 | 24 | 76 | 79 | 82 | 95 | 75,4 |
| | в | 6 | 93 | 0 | 14 | 51 | 74 | 75 | 76 | 81,7 |
| | г | 8 | 160 | 0 | 88 | 122 | 122 | 131 | 131 | 81,9 |
| | д | 10 | 89 | 0 | 35 | 52 | 64 | 69 | 69 | 76,4 |
| | е | 12 | 107 | 5 | 32 | 68 | 76 | 79 | 79 | 73,8 |
| Оплод. | ж | 2—10 | 183 | 183 | 183 | 183 | 183 | 183 | 183 | 100 |

Таблица 2

**Опыт 48. Активация яиц Асколи и китайской золотой путем погружения в воду при температуре 45° C**

| | Серия | Воздействие температуры в мин. | Число яиц | Число пигментированных яиц по дням после воздействия | | | | | | | | | | Процент активации |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 12 | 14 | |
| Неоплодотворенные | а | 2 | 361 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 3,8 |
| | б | 4 | 183 | 6 | 11 | 67 | 68 | 74 | 74 | 76 | 76 | 76 | 76 | 41,5 |
| | в | 7 | 257 | 1 | 4 | 142 | 170 | 173 | 187 | 187 | 187 | 194 | 195 | 75,9 |
| | г | 10 | 365 | 0 | 3 | 220 | 238 | 240 | 252 | 262 | 262 | 273 | 273 | 74,5 |
| | д | 13 | 207 | 0 | 1 | 26 | 26 | 26 | 30 | 34 | 43 | 50 | 53 | 25,6 |
| | е | 17 | 207 | 0 | 4 | 12 | 14 | 17 | 25 | 49 | 71 | 73 | 73 | 35,2 |
| | ж | 20 | 151 | 0 | 0 | 0 | 3 | 19 | 34 | 54 | 95 | 103 | 103 | 68,2 |
| | з | 25 | 285 | 7 | 7 | 7 | 8 | 21 | 37 | 62 | 148 | 162 | 162 | 56,8 |
| Оплодотворенные | а | 2 | 13 | 0 | 11 | 13 | 13 | 13 | 13 | 13 | 13 | 13 | 13 | 100 |
| | б | 4 | 39 | 0 | 13 | 33 | 34 | 35 | 35 | 36 | 36 | 36 | 36 | 92,3 |
| | в | 7 | 9 | 0 | 44 | 4 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 77,7 |
| | г | 10 | 19 | 0 | 0 | 0 | 3 | 7 | 7 | 7 | 7 | 8 | 8 | 42,1 |
| | д | 13 | 73 | 0 | 26 | 65 | 67 | 67 | 67 | 67 | 67 | 67 | 67 | 91,8 |
| | е | 17 | 52 | 0 | 0 | 0 | 31 | 35 | 35 | 35 | 35 | 52 | 52 | 100 |
| | ж | 20 | 40 | 0 | 0 | 0 | 40 | 40 | 40 | 40 | 40 | 40 | 40 | 100 |
| | з | 25 | 40 | 0 | 0 | 32 | 38 | 40 | 40 | 40 | 40 | 40 | 40 | 100 |



по некоторым из многочисленных опытов. Из табл. 1 и 2 видно, что повышение температуры до 45° на срок 4—10 мин. вызывает определенную активацию большинства неоплодотворенных яиц. Повышение температуры на срок 2 минут вызывает активацию лишь небольшого процента яиц, удлинение срока выше 10 минут также уменьшает процент активированных яиц. По сравнению с нормальным развитием оплодотворенных яиц, подвергнутых такому же температурному воздействию у партеногенетически развивающихся активированных яиц, наблюдается некоторая задержка развития, причем одни яйца задерживаются больше, чем другие яйца той же кладки.

Все активированные таким путем яйца в течение двух недель остаются в хорошем виде. После этого начинается понемногу высыхание некоторых яиц, в особенности в кладках, подвергавшихся более длительному нагреванию (10 мин. и более). Но еще 18/XII—через 6 мес. после активации—значительное количество активированных яиц (около 25%) сохраняет хороший

Таблица 3

**Активация неоплодотворенных яиц температурой 50—55° C**

| | № опыта | Порода | Температура °C | Число минут воздействия | Число яиц | Количество пигментированных и ссохшихся (в скобках) яиц по дням после воздействия | | | | | | | | Процент пигментированных яиц | Процент ссохшихся яиц |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | 2 и 3 | 4 | 5 | 6 и 7 | 8 | 9 и 10 | 11—12 | 13—16 | | |
| Неоплодотворенные | 100 | Асколи | 50 | 10 | 165 | — | — | 52 | — | 154 | — | 161(4) | — | 98 | 3 |
| | 101 | | 50 | 12 | 800 | — | 16 (4) | — | 256 (9) | — | — | 533 (10) | — | 67 | 1,3 |
| | 103 | | 50 | 10 | 232 | — | — | — | 102 | — | 177 | 178 | — | 77 | 0 |
| | 104 | | 50 | 12 | 191 | — | — | 127 (5) | — | — | 186 (5) | — | — | 95 | 5 |
| | 107 | Китайская золотая. | 53 | 15 | 74 | — | — | — | — | 70(3) | 68(6) | — | — | 95 | 8 |
| | 47а | | 50 | 2 | 318 | 0 | 10 | 10 | 13 | 14 | 14 | 14 | 17 | 6 | 0 |
| | б | | 50 | 4 | 208 | 0 | 0 | 1 | 3 | 27 | 80 | 104 | 152 | 73 | 0 |
| | в | | 50 | 7 | 140 | 0 | 3(7) | 5(7) | 28 (7) | 61 (7) | 116 (15) | 123 (15) | 129 (19) | 92 | 12 |
| | г | | 50 | 10 | 248 | 0 | 0 | 0 | 0 | 87 (15) | 181 (25) | 202 (25) | 218 (30) | 88 | 12 |
| | д | | 50 | 13 | 166 | 0 | 0 | 0 | 0 | 46 | 123 | 140 | 162(3) | 98 | 2 |
| | е | | 50 | 17 | 247 | 0 | 0 | 0 | 4 | 156 | 223 (9) | 237 (10) | 237 (10) | 96 | 4 |
| | ж | | 50 | 20 | 273 | 0 | 2(5) | 2(5) | 3(5) | 41 (13) | 108 (19) | 250 (23) | 250 (23) | 92 | 8 |
| | з | | 50 | 25 | 241 | 4 (34) | 6 (45) | 20 (58) | 47 (58) | 130 (63) | 165 (63) | 169 (77) | 169 (77) | 69 | 31 |
| Контроль (оплодотв.) | | | 50 | 2—25 | 99 | 27 | 37 | 37 | 38 | 40 | 68 | 92 | 93 | 94 | 0 |

вид, характерный для оплодотворенных яиц той же стадии диапаузы. Единственным отличием является несколько менее интенсивная серая или буроватая окраска партеногенетических яиц. У части яиц пигментация является неполной, однобокой.

Мною поставлены также многочисленные сериальные опыты, в которых активирующее воздействие производилось более высокими или более низкими температурами от 40 до 60° С. При температурах выше 45° и при оптимальных сроках воздействия удается в некоторых кладках получить 100% пигментацию яиц; при активирующей температуре 40° С процент пигментации значительно ниже. Но слишком высокая температура, вызывая хорошую активацию, способствует быстрому ссыханию яиц, которое начинается уже с 3—5 дня развития: как будто водный обмен при этом слишком облегчается. Из яиц, активированных температурой 50° С, ни одного яйца не сохранилось через 6 месяцев. Цифровые данные о действии различных температур в зависимости от времени воздействия см. табл. 3 и 4[1].

Таблица 4

**Опыт 74. Активация яиц Асколи и японских бивольтинных путем воздействия водой, нагретой вначале до 55° и постепенно охладевавшей без подогревания**

| Серия | | Число яиц | Температура воздействия в минутах | Число пигментированных и ссохшихся (в скобках) яиц по дням после воздействия | | | | | Процент пигментированных яиц | Проц. ссохшихся яиц |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 3 | 5 | 8 | 11 | 16 | | |
| Неоплодотворенные | а | 69 | 10 мин. при 55° до 48° | 15 | 54 | 69 | 43 (26) | 16 (53) | 100 | 78 |
| | б | 42 | 15 мин. при 55° до 44° | 5 | 23 | 42 | 42 | 42 | 100 | 0 |
| | в | 164 | 22 мин. при 55° до 39° | 18 | 45 | 152 | 157 (3) | 161 (3) | 100 | 2 |
| | г | 57 | 30 мин. при 55° до 37° | 0 | 25 | 44 (13) | 42 (15) | 30 (27) | 100 | 48 |
| | д | 100 | 1 час при 55° до 32° | 0 | 30 | 93 (7) | 93 (7) | 93 (7) | 100 | 7 |
| Оплодотворенные | | 496 | Разные сроки как в а—д | 0 | 46 | 221 | 319 | 496 | 100 | 0 |

[1] Табл. 3 и 4, так же как табл. 10, отсутствовали в напечатанных ранее сообщениях. (*Прим. к наст. изд.*)



***

Ввиду того что у меня не было уверенности в том, что повышенная температура не только вызывает активацию яиц, но и обеспечивает их нормальное развитие, я должен был испробовать еще целый ряд раздражителей, тем более что имелась некоторая дефектность пигментации, упоминавшаяся выше.

Органические кислоты как известно, активируют неоплодотворенные яйца морских ежей, а соляная кислота применяется уже давно для перерыва диапаузы оплодотворенных яиц тутового шелкопряда, стало быть тоже, не убивая, активирует их. На эти две кислоты я и обратил главное внимание среди кислотных раздражителей.

Опыты с валериановой кислотой не дали благоприятных результатов. Эта кислота слабо растворима в воде, а потому ее можно употреблять или неразведенной или в очень слабой концентрации. Неразведенная валериановая кислота действует на яйца губительно. Уже при минутном воздействии (температура около 25° С) и хорошей промывке водой или рингеровским раствором все неоплодотворенные яйца через несколько дней высыхают. 20-секундное пребывание в неразбавленной кислоте менее гибельно; на 6-й день ссыхание яиц еще не заметно и около 25% их пигментировано, но к двадцатому дню все они высыхают. С другой стороны, близкий к насыщенному 0,1 m раствор валериановой кислоты никакого действия на неоплодотворенные яйца не оказывает: процент начинающих в некоторых кладках развиваться (пигментирующихся) яиц не превышает процента партеногенетических яиц в контрольных неактивированных кладках той же самки.

Уксусная кислота считается особенно легко проникающей через клеточные оболочки, и даже слабые растворы ее считаются ускорителями действия фиксирующих клетку жидкостей. Однако по отношению к яйцам тутового шелкопряда это положение требует существенных оговорок. Оплодотворенные яйца могут быть оставлены 1—2 мин. в ледяной уксусной кислоте при 25° С, но это не препятствует их развитию и выходу червей (до 100% в разных кладках). Пребывание в ледяной уксусной кислоте от 2,5 до 4 минут не мешает оплодотворенному яйцу развиваться в течение нескольких дней, причем обнаруживается пигментация, но червячки не выходят и яйца ссыхаются. При более длительном воздействии яйца ссыхаются в течение немногих часов. Что же касается неоплодотворенных яиц, то на них даже минутное воздействие 100% уксусной кислоты действует губительно, и они немедленно ссыхаются. Ясно, что защитные свойства оболочек неоплодотворенного яйца значительно слабее, чем оплодотворенного. В смысле активации не-

оплодотворенных яиц и разведенные растворы уксусной кислоты не дали определенных результатов.

Как известно, нагретая (иногда до 45° С) соляная кислота уд. в. 1,12 введена в шелководную практику и служит для устранения диапаузы грены в летних и осенних выкормках. При тщательном соблюдении методики выход червей из обработанной таким образом в течение определенного числа минут грены происходит нормально. Однако неоплодотворенные яйца при той же самой методике воздействия HCl все погибают и ссыхаются через короткое время. Очевидно, что для активации неоплодотворенных яиц действие соляной кислоты необходимо ослабить, уменьшая концентрацию и сроки воздействия и понижая температуру.

Я испробовал действие на неоплодотворенные яйца соляной кислоты уд. в. 1,18 в различных разведениях: от 1 до 50% при температурах от 35 до 50° С при действии от 1 до 15 мин. Во всех случаях значительный процент яиц через короткое время гибнет и ссыхается. Из оставшихся нессохшихся часть не пигментируется и не развивается. Так, при всяких концентрациях температура выше 45° рано или поздно вызывает гибель и ссыхание яиц. При температурах ниже 30—35° процент пигментирующихся яиц значительно понижается. В пределах между 35 и 45° с повышением температуры и с увеличением длительности ее действия повышается процент активированных яиц, но одновременно увеличивается и процент ссыхающихся яиц. В общем процент пигментирующихся яиц по отношению к числу взятых для опыта яиц обыкновенно ниже, чем при действии одного только фактора температуры. Но с другой стороны, соляная кислота и для неоплодотворенных яиц сохраняет свое значение как раздражителя, устраняющего диапаузу. В то время как в других опытах активированные неоплодотворенные яйца даже бивольтинных пород останавливаются в диапаузе, от действия соляной кислоты развитие продолжается дальше и в некоторых случаях на 11—13-й день выходят сильные червячки, которых я, однако, по случайным обстоятельствам в связи с поздним временем не выкармливал. Зато удалось зафиксировать достаточное количество вполне развитых эмбрионов с хорошими митозами в нервных ганглиях, дальнейшая обработка которых позволила выяснить вопрос о числе хромосом у развивающихся личинок.

Из таблиц 5—7 видно, что только самые слабые растворы HCl (1 и 6% от дымящейся соляной кислоты уд. в. 1,18) дают благоприятные результаты в смысле активации неоплодотворенных яиц и отсутствия гибели их, т. е. ссыхания. Но с другой стороны, эти результаты почти не отличаются от действия воды, нагретой до той же температуры (ок. 45°). Отсюда, повиди-



Таблица 5

**Опыт 52. Действие 1% раствора соляной кислоты при температуре 450° на оплодотворенные и неоплодотворенные яйца Асколи**

| | Серия | Время воздействия | Число кладок | Число яиц | Число пигментированных и ссохшихся (в скобках) яиц после воздействия | | | | | Процент пигментированных яиц | Процент ссохшихся яиц |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | 2 | 4 | 6 | 9 | 11 | | |
| Неоплодотворенные | а | 2 | 3 | 55 | 0 | 9 | 9 | 9 (4) | 8 (5) | 14,5 | 9 |
| | б | 4 | 3 | 92 | 0 | 45 | 50 | 50 | 44 (6) | 47,9 | 6,5 |
| | в | 6 | 3 | 86 | 0 | 52 | 53 | 67 | 64 (3) | 74,4 | 3,2 |
| | г | 8 | 3 | 69 | 0 | 61 | 68 | 68 | 68 | 98,5 | 0 |
| | д | 10 | 3 | 84 | 0 | 7 (1) | 6 (4) | 16 (4) | 12 (8) | 14,3 | 9,6 |
| | е | 15 | 3 | 74 | 0 | 13 | 17 | 21 | 21 | 28,4 | 0 |
| Оплодотворенные | а—е | 2—15 | 12 | 841 | 841 | 841 | 841 | 841 | 841 | 100 | 0 |

Таблица 6

**Опыт 53. Действие 6% раствора соляной кислоты при температуре 45° С на оплодотворенные и неоплодотворенные яйца Асколи**

| | Серия | Время воздействия в мин. | Число кладок | Число яиц | Число пигментированных и ссохшихся (в скобках) яиц после воздействия | | | | Процент пигментированных яиц | Процент ссохшихся яиц |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | 2 | 3 | 5 | 8 | | |
| Неоплодотворен. | а | 2 | 2 | 37 | 7 | 31 | 31 | 31 | 83 | 0 |
| | б | 4 | 2 | 37 | 0 | 20 | 22 | 24 | 64,9 | 0 |
| | в | 6 | 2 | 55 | 0 | 44 | 44 | 45 (1) | 87,3 | 2 |
| | г | 8 | 2 | 46 | 6 | 22 | 34 | 39 | 84,8 | 0 |
| | д | 10 | 2 | 32 | 5 | 20 | 29 | 32 | 100 | 0 |
| | е | 15 | 2 | 41 | 0 | 25 | 36 | 36 | 88 | 0 |
| | ж | 20 | 2 | 41 | 0 | 12 | 12 (20) | 10 (24) | 25 | 58,5 |
| Оплодотворен. | а°—ж° | 2—20 | 14 | 410 | 181 | 410 | 410 | 410 | 100 | 0 |

мому, следует сделать вывод, что в такой концентрации соляная кислота вовсе не действует на яйцо и не проникает до поверхностного слоя яйцевой протоплазмы. Можно заключить, что действие соляной кислоты здесь не физико-химическое, а какое-то чисто химическое: прочищение прохода через скорлупу. Вполне возможно, что таким путем открывается доступ к яйцу не самой кислоты, а воды, может быть слабо подкисленной, так как мало вероятно, чтобы 1—2 n HCl могла дойти до поверхност-

Таблица 7

**Опыты 155—180. Действие 10—50% соляной кислоты при температуре 32°—53° С на неоплодотворенные яйца летнего поколения японской бивольтинной**

| № опыта | Серия | Процент HCl | Время действия в мин. | Температура °C | Число кладок | Число яиц | Результаты воздействия | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | День развития | пигментированных | | ссохшихся | |
| | | | | | | | | абс. | % | абс. | % |
| 180 | а | 10 | 10 | 50—48 | 10 | 362 | 3 | 0 | 0 | 250 | 69,1 |
| 180 | б | 10 | 10 | 46—38 | 20 | 523 | 3 | 170 | 32,5 | 261 | 50 |
| 160 | в | 20 | 10 | 50—46 | 3 | 110 | 6 | 0 | 0 | 91 | 82,7 |
| 160 | г | 20 | 10 | 45—41 | 3 | 93 | 6 | 51 | 54,3 | 17 | 18,3 |
| 160 | д | 20 | 10 | 40 | 1 | 53 | 6 | 5 | 9,6 | 48 | 92,3 |
| 174 | е | 30 | 4—10 | 48—45 | 7 | 565 | 3 | 11 | 2,0 | 307 | 54,4 |
| 174 | ж | 30 | 5 | 45—44 | 3 | 194 | 3 | 26 | 13,4 | 80 | 41,2 |
| 174 | з | 30 | 5—7 | 46—44 | 20 | 934 | 3 | 86 | 9,7 | 558 | 59,8 |
| 175 | | | | | | | | | | | |
| 175 | и | 30 | 7 | 46 | 17 | 740 | 3 | 60 | 8,1 | 478 | 64,6 |
| 162 | к | 40 | 10 | 53—46 | 5 | 235 | 3 | 0 | 0 | 207 | 87,1 |
| 162 | л | 40 | 10 | 46—40 | 3 | 154 | 3 | 10 | 6,5 | 129 | 83,8 |
| 162 | м | 40 | 10 | 39—32 | 4 | 144 | 3 | 1 | 0,7 | 124 | 86,1 |
| 155 | н | 50 | 5 | 51—47 | 3 | 102 | 3 | 8 | 7,8 | 91 | 89,2 |
| 155 | о | 50 | 5 | 45—37 | 6 | 267 | 3 | 28 | 10,5 | 239 | 89,5 |

ного протоплазматического слоя, не вызвав необратимой гибельной реакции.

При более высоких концентрациях кислота, повидимому, действительно проникает через скорлупу к поверхности яйцевой протоплазмы и тогда яйцо гибнет, ссыхается. Этим и объясняется огромное количество ссыхающихся яиц при действии высоких концентраций HCl, как показано на табл. 5. Но, повидимому, полноценная активация яйца, равнозначная оплодотворению, предохраняет развивающееся яйцо от губительного действия кислоты. Поэтому при наиболее благоприятных для активации температурах 40—45° не только процент пигментирующихся яиц выше, но и процент ссыхающихся яиц ниже, чем при температурах выше 45°, когда губительное действие HCl слишком высоко, или ниже 40°, когда ее активирующее действие недостаточно высоко (серия *г* в сравнении с *в* и *д* и др.). Именно при этих наиболее благоприятных температурах мне и приходилось наблюдать наиболее полное сохранение хорошо пигментированных яиц в течение месяцев, а также выход червячков без диапаузы.



Щелочи действуют на яйца шелковичного червя гораздо энергичнее, чем кислоты: под влиянием крепких растворов NaOH, в особенности нагретых, скорлупа легко разрушается, лопается. Надо разбавлять эти растворы до 0,2 n и ниже, чтобы сохранить развитие яйца. У меня проведено много серий опытов с различными растворами NaOH, но так как по отношению к активации неоплодотворенных яиц они не дали определенных результатов, я не считаю нужным описывать их здесь.

* * *

Если действие соляной кислоты сводится к прочищению скорлупы яйца, которая после этого становится более проницаемой, то следовало попробовать действие других растворителей и прежде всего липоид-растворителей: не исключена возможность, что микропиле и поры скорлупы заполнены липоидами.

По отношению к абсолютному спирту оплодотворенные яйца оказываются довольно стойкими. В одном опыте (18) пребывание грены бивольтинной японской в абсолютном спирте при комнатной температуре ок. 25° С в течение 10—25 мин. не помешало оплодотворенным яйцам развиваться; вышло почти 100% червячков, которые были выкормлены и дали коконы. Часовое пребывание в абсолютном спирту оплодотворенных яиц Асколи, предварительно проведенных 10 мин. через воду, нагретую до 47°, также не остановило развития. Неоплодотворенные яйца Асколи (около 105) более чувствительны и гибнут (ссыхаются) после 10 мин. пребывания в спирту 96° и 70° при комнатной температуре. Но спирт 33° в течение 10 мин. при комнатной температуре не убивает неоплодотворенных яиц, а активирует их: на 4-й день из 104 взятых для опыта яиц (4 кладки) только 8 яиц оказались ссохшимися, а остальные 96 получили пигментную оболочку (серая окраска)—развитие остановилось на диапаузе. В опыте 65 большое количество неоплодотворенных яиц Асколи и кутаисской бивольтинной (733) из 30 кладок подвергалось сначала 10 мин. нагреванию в воде до 47°, а затем проводились через 96° спирт в течение 10—60 мин. при комнатной температуре. На девятый день 200 яиц оказались пигментированными и остановились в диапаузе, остальные или не начали развиваться (473), или ссохлись (60). Даже при часовом действии 96° спирта, когда процент ссохшихся яиц был особенно высок, 12 яиц оказались пигментированными. Нагревание до 45° С в 10°, 20°, 35° и 45° спирту в течение 10 мин. с последующей обработкой в спирту той же крепости при комнатной температуре в течение 10—60 мин. также дает довольно хорошую активацию неоплодотворенных яиц во всех сериях (опыты 56, 57, 58 и 59).

Из других липоид-растворителей неразбавленный эфир в течение 3—4 мин. не действует губительно на оплодотворенную грену японской бивольтинной (ок. 28): из большинства яиц выходят червячки; даже при 13-минутном действии часть яичек развивается до выхода червячков. Из неоплодотворенных яиц в этом опыте некоторая часть пигментировалась. Пребывание грены в воздухе, насыщенном парами эфира (от 5 до 40 мин.), никакого влияния ни на оплодотворенные, ни на неоплодотворенные яйца не оказало, так же как и действие воды, насыщенной эфиром.

Пары хлороформа, действуя на оплодотворенные яйца более 15 мин., задерживают их развитие, но даже после 40-минутного действия некоторые яйца развиваются нормально. Вода, насыщенная хлороформом, при действии в течение одного часа также не останавливает развития оплодотворенной бивольтинной грены и выхода червячков. Чистый хлороформ уже после двухминутного действия губит как оплодотворенные, так и неоплодотворенные яйца, но после действия в течение нескольких секунд некоторые неоплодотворенные яйца начинают развиваться и пигментируются (опыты 11—15). 2 и 5% хлоралгидрат при действии на оплодотворенные яйца в течение 10—120 мин. не останавливает развития их, и из яиц бивольтинных пород выходят мураши. Ясного активирующего действия этих растворов на неоплодотворенные яйца замечено не было.

Опыты с наркотиками представляют интерес в том отношении, что от действия их можно ожидать задержки митоза и удвоения числа хромосом в гаплоидных яйцах. Но решение этой проблемы и сбор цитологического материала не входили в план моей работы истекшим летом.

* * *

С целью повлиять на проницаемость скорлупы я попробовал ряд энергичных химических окислителей и получил активирование неоплодотворенных яиц в большом проценте случаев. Так от 10-минутного действия продажной перекиси водорода, нагретой до 45°, через 4 дня 70% яиц оказываются активированными и темнеют; более высокая и более низкая температура при воздействии не дает активирования. Нагревание в течение 10 мин. в насыщенном растворе бертолетовой соли при температуре в 45° дает довольно много хорошо активированных яиц, в которых при расщипывании в ацетокармине на седьмой день видны хорошие пигментные и желточные клетки; много яиц, однако, к этому времени ссыхаются. Также действует нагретый 1 m раствор хлорного железа (5—10 мин. при температуре 40—48°); через три дня после активации на 225 неактивиро-



ванных и 53 ссохшихся яиц приходится 372 (56,6%) пигментированных и обнаруживающих в ацетокармине ясные пигментные и желточные клетки; правда, пигментация снаружи иногда неравномерна и неправильна (опыты 156 и 157). Хорошим активатором является также концентрированный раствор марганцовокислого калия как нагретый (не выше 45°), так и холодный. И здесь получилось много яиц с ясно диференцированной пигментной оболочкой и хорошо обособленными желточными клетками. Здесь, конечно, активатором является не повышение температуры, а химическое действие, так как марганцовокислый калий действует и без нагревания.

Таблица 8

**Активация неоплодотворенных яиц Асколи и японской бивольтинной концентр. формалином, нагретым до 50°С**

| № опыта | Серия | Число мин. воздействия | Число яиц | Число пигментированных и высохших (в скобках) яиц по дням после воздействия | | | | Процент пигментированных яиц | Процент ссохшихся яиц |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 2 | 5 | 7 | 11 | | |
| 113 Асколи | а | 5 | 102 | 8 | 47 | 80 (1) | 99 (3) | 99 | 3 |
| | б | 10 | 93 | 55 | 88 | 87 (9) | 61 (36) | 88 | 36 |
| | в | 15 | 101 | 92 (3) | 98 (9) | 84 (17) | 61 (40) | 98 | 40 |
| | г | 20 | 93 | 73 (5) | 88 (5) | 73 (15) | 57 (31)[1] | 93 | 33 |
| | д | 30 | 126 | 120 (16) | 120 (16) | 102 (32) | 85 (48)[1] | 90 | 36 |
| 114 Яп. бив. | а | 4 | 66 | 0 | 4 | 14 | 23 | 35 | 0 |
| | б | 6 | 81 | 0 | 6 | 60 | 82 (2) | 97 | 2 |
| | в | 8 | 61 | 1 | 36 | 51 (1) | 43 (18) | 85 | 30 |
| | г | 10 | 60 | 7 | 60 | 60 | 52 (8) | 100 | 13 |
| | д | 12 | 79 | 77 | 79 | 79 | 76 (3) | 100 | 4 |
| | е | 15 | 133 | 133 | 126 (7) | 125 (8) | 107 (26) | 100 | 20 |

Весьма сильным активатором является формалин (табл. 8). В некоторых сериях 10—15-минутное пребывание в неразбавленном формалине при 45—50 °С дает близкое к 100% активирование неоплодотворенных яиц при фиолетовой окраске. Однако спустя несколько недель значительное число находящихся в диапаузе яиц оказывается высохшими, в особенности, если температура во время опыта поднималась выше 45° С. 10% формалин также активирует неоплодотворенные яйца, хотя и в меньшем проценте и возможно, что здесь имеет место только температурная активация.

В поисках за химическими активаторами, настолько энергичными, чтобы не было необходимости в повышенной температуре, которая действует сама как активатор, я остановился на иоде. Насыщенный раствор иода в 10% иодистом калии оказался особенно удобным. Двухминутное пребывание неоплодотворен-

[1] Выпупились несколько живых гусениц.

ных яиц в таком растворе при последующем промывании в воде достаточно для хорошего активирования при комнатной температуре в 14—16° С (опыты 184—211). Опыты эти проводились уже осенью в Москве; предварительный просмотр яиц в ацетокармине показал хорошее развитие пигментных и железистых клеток, большой зафиксированный материал изучается при помощи разрезов.

Для неоплодотворенных яиц, активированных иодом, было произведено определение активной реакции электрометрическим методом по дням развития. Определение велось Р. Д. Гольцовой, которая перед этим совместно с проф. С. Я. Демьяновским опубликовала работу по определению активной реакции у нормально оплодотворенных яиц тутового шелкопряда (Журнал эксперим. биологии, т. 7, 1931 г., вып. 5—6). В то время как для неактивированных яиц pH остается в течение 280 часов почти на одном уровне, спускаясь с 7,12 до 7,01, в активированных иодом яйцах наблюдается значительное понижение—с 6,99 до 6,59. Совершенно такое же понижение pH замечается и у оплодотворенных яиц.

* * *

Ввиду чрезвычайно трудной проницаемости скорлупы яйца у тутового шелкопряда фиксировать развивающиеся яйца для микроскопического исследования оказывается нелегко разрешимой задачей: оказалось, что большинство ингредиентов, обычно употребляющихся в микроскопической технике фиксирующих жидкостей (алкоголь, формол, кислоты и пр.), являются при некоторых условиях концентрации, продолжительности воздействия и температуры хорошими активаторами партеногенеза. Необходимо было точно установить те условия, при которых фиксирующие жидкости перестают быть активаторами и действительно фиксируют клетку.

Для яиц Lepidoptera микроскописты особенно охотно употребляют так наз. жидкость Петрункевича, которая представляет собой насыщенный сулемой раствор, содержащий 33% этилового алкоголя, 15% уксусной кислоты и 1,7% азотной кислоты. Мы видели, что даже часовое действие третного спирта не мешает нормальному развитию неоплодотворенных яиц и активирует яйца неоплодотворенные. То же можно сказать и о действии 15% уксусной кислоты и 1,7% азотной, которые в таком разведении мало отличаются от соответствующих концентраций хорошо обследованной соляной кислоты. Активирующего действия насыщенного раствора сулемы в отдельности я не изучал, но не сомневаюсь, что и сулемой можно активировать неоплодотворенные яйца, как это удавалось даже для азотнокислого серебра.



Таблица 9

**Опыт 92. Действие жидкости Петрункевича (концентрированная сулема, 33% спирта, 15% уксусной кислоты и 1,7% азотной кислоты) на неоплодотворенные яйца Асколи при температуре 25°С**

| Серия | Время воздействия в мин. | Число яиц | Число пигментированных и ссохшихся (в скобках) яиц по дням развития: 2 | 5 | 7 | 14 | Процент пигментированных яиц | Процент ссохшихся яиц |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| а | 1 | 47 | —(3) | —(3) | —(3) | —(3) | 0 | 6,4 |
| б | 2 | 14 | — — | — — | — — | — — | 0 | 0 |
| в | 3 | 14 | (1) | 2(1) | 2(1) | 2(1) | 14,3 | 7,1 |
| г | 4 | 9 | —— | 2 | 1(2) | 1(2) | 22,2 | 22,2 |
| д | 5 | 22 | 1— | 2— | 2— | 2— | 9 | 0 |
| е | 6 | 19 | —(3) | 12(3) | 12(4) | 12(6) | 63 | 31,6 |
| ж | 8 | 12 | —(1) | —(1) | 1(2) | 2(2) | 16,6 | 16,6 |
| з | 10 | 34 | 4— | 31— | 31— | 33— | 93,6 | 0 |
| и | 15 | 12 | 3— | 3— | 2— | 12— | 100 | 0 |
| к | 20 | 25 | —(7) | —(21) | —(25) | —(25) | 0 | 100 |

Таблица 10

**Опыты 93 и 94. Действие жидкости Петрункевича как активатора неоплодотворенных яиц (раса Асколи) при температуре 40 и 50° С**

| Серия | Температура °С | Время действия в мин. | Число яиц | Число пигментированных и ссохшихся (в скобках) яиц по дням воздействия: 1 | 2 | 5 | 7 | 14 | Процент пигментированных яиц | Процент ссохшихся яиц |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| а | 40 | 1 | 25 | — — | 1 — — | 2 — — | 2 — — | 3 — — | 12 | 0 |
| б | 40 | 2 | 31 | — — | — — | 8 — — | 11 — — | 19 — — | 61,3 | 0 |
| в | 40 | 3 | 34 | — — | 1 — — | 12 — — | 18 — — | 31 — — | 91,2 | 0 |
| г | 40 | 4 | 29 | — — | — — | 17 — — | 23 — — | 29 — — | 100 | 0 |
| д | 40 | 5 | 14 | 0(1) | 4(1) | 0(13) | 0(13) | 0(13) | 0 | 100 |
| е | 40 | 6 | 20 | 0(5) | 0(7) | 0(8) | 12( ) | 12(8) | 60 | 40 |
| ж | 40 | 8 | 22 | — — | 0(2) | 0(22) | 0(22) | 0(22) | 0 | 100 |
| з | 40 | 10 | 37 | 0(14) | 0(37) | 0(37) | 0(37) | 0(37) | 0 | 100 |
| и | 40 | 15 | 50 | 0(11) | 0(31) | 1(48) | 2(48) | 1(49) | 2 | 98 |
| к | 40 | 20 | 14 | 0(7) | 0(14) | 0(14) | 0(14) | 0(14) | 0 | 100 |
| а | 50 | 1 | 30 | — — — | 3 — — | 10 — — | 12 — — | 26 — — | 86,6 | 0 |
| б | 50 | 2 | 40 | — — | 0(1) | 1(3) | 1(3) | 3(3) | 7,5 | 7,5 |
| в | 50 | 3 | 30 | — — | 0(1) | и 0(1) | 6(1) | 1 (3) | 46,6 | 10 |
| г | 50 | 4 | 43 | — — | 0(3) | 0(3) | 5(13) | 0(33) | 0 | 76,7 |
| д | 50 | 5 | 35 | 0(3) | 0(10) | 0(35) | 0(36) | 0(35) | 0 | 100 |
| е | 50 | 6 | 30 | 0(3) | — — | 0(30) | 0(30) | 0(30) | 0 | 100 |
| ж | 50 | 8 | 18 | 0(18) | 0(18) | 0(18) | 0(18) | 0(18) | 0 | 100 |
| з | 50 | 10 | 15 | 0(4) | 8(7) | 0(15) | 0(15) | 0(15) | 0 | 100 |
| и | 50 | 15 | 18 | 0(17) | 0(18) | 0(18) | 0(18) | 0(18) | 0 | 100 |
| к | 50 | 20 | 25 | 0(25) | 0(25) | 0(25) | 0(25) | 0(25) | 0 | 100 |

Действие ненагретой жидкости Петрункевича (температура 25°) мною было испробовано в опыте 92 (табл. 9). Неоплодотворенные яйца были положены в эту жидкость на сроки от 1 до 20 минут. Уже на третий день из 12 яиц, обработанных фиксирующей жидкостью в течение 15 мин., 3 яйца (25%) оказались пигментированными, а из 34, пробывших в фиксаторе 10 мин., начали развиваться 4 (около 15%). На двенадцатый день и все остальные яйца в этих двух кладках были пигментированы, образовали ясную пигментную оболочку. Из кладок, подвергавшихся действию фиксирующей жидкости 1—2 мин., ни одно яйцо не было пигментировано, воздействие в течение 3—8 минут дало промежуточные результаты—некоторый процент пигментированных яиц (10—90%). Но пребывание в холодной жидкости Петрункевича в течение 20 мин. убило все яйца, которые уже на 4-й день почти все, а на 6-й день все высохли. Становится понятным, что микроскописты-техники чисто эмпирическим путем пришли к заключению, что жидкость Петрункевича для фиксирования яиц с трудно проницаемой скорлупой надо нагревать до 50°. В опыте 94 я провел ряд кладок неоплодотворенных яиц через жидкость Петрункевича, нагретую до этой температуры. При воздействии от 1 до 3 мин. никакого фиксирующего действия и при этих условиях не наблюдалось: из 75 яиц (три кладки) на двенадцатый день 43 (т. е. 57,3%) оказались пигментированными и только 6 ссохлись. При воздействии 4—6 мин. из 106 яиц (три кладки) на четвертый день 35 яиц (30%) оказались пигментированными, т. е. начали развиваться и только на 12-й день все высохли. После 8-минутной фиксации все яйца высохли уже через несколько часов. Но даже после 10 мин. пребывания в нагретой жидкости Петрункевича все яйца оказались пигментированными на четвертый день и только к шестому дню все высохли. После фиксации в течение 15 мин. 17 яиц высохли сразу, но 1 яйцо только на следующий день. Яйца, пробывшие в нагретом растворе 20 мин., ссохлись через час после фиксации, т. е. действительно все были фиксированы.

Для практических целей я употребляю фиксацию в жидкости Петрункевича от 9 до 10 мин. при 50—55°. Но у меня нет уверенности, что при таких условиях некоторые отдельные яйца не останутся нефиксированными.

Нагретая до 40° жидкость Петрункевича еще менее может служить в качестве фиксатора. Даже после четырехминутного пребывания в этой жидкости через 12 дней 100% яиц оказываются полными, пигментированными, развивающимися (опыт 93). Предварительный прокол оболочки яйца естественно усиливает фиксирующее действие. После укола даже ненагретая жидкость Петрункевича (25°) фиксирует яйца. Надо заметить, что укол яйца без последующего химического воздействия не сразу убивает яйцо и некоторые из проколотых яиц темнеют; однако укол, как механическое раздражение, не служит активатором партеногенеза, так как процент темнеющих яиц не выше, чем в контрольных непроколотых. В качестве другой фиксирующей жидкости я попробовал смесь между равными частями хлороформа, абсолютного спирта и уксусной кислоты. Одноминутное действие этого раствора при температуре 25° С является активирующим: из 19 яиц на третий день 16 (84,2%) оказались пигментированными. Пятиминутное действие при комнатной температуре вызывает уже гибель яиц, т. е. фиксацию.



Вследствие недостатка хлороформа и абсолютного спирта я не мог собрать достаточно материала, зафиксированного по этому методу, для микроскопического исследования и, как сказано выше, пользовался в качестве фиксирующего реактива жидкостью Петрункевича при сильно повышенной температуре (60° и выше). Думаю, что нагревание до 70—80° не должно оказать вредного действия на микроскопические картины и позволить захватить клеточные структуры значительно быстрее, чем при более низких температурах: от действия температуры никакая оболочка защитить не может.

### 6. Микроскопическое исследование

Микроскопическая обработка собранного мною материала по партеногенезу тутового шелкопряда будет опубликована позднее мною и С. Л. Фроловой. Здесь я лишь вкратце сообщу о некоторых результатах. В течение первых часов после обработки как в активированных, так и в неактивированных яйцах наблюдается направительное веретено. На хороших препаратах можно видеть хромосомную нить, разбитую на несколько (6—10) неравных отрезков (комплексных «хромосом»), которые иногда образуют связную сеть. Отделяются ядра первого, а позднее и второго направительного тельца, и так как ядро первого направительного тельца делится снова, то близ поверхности оказываются три лежащих рядом направительных тельца, которые вскоре по большей части сливаются в одну общую окрашенную массу. В других случаях, однако, в этих ядрах наблюдается подготовка к митозу и вследствие этого судьба направительных телец не может считаться выясненной для всех случаев. При первом делении пронуклеуса мы до сих пор видели лишь гаплоидные хромосомные комплексы. Точно так же и на стадии дробления ядра, лежащие внутри яйца, по большей части гаплоидны. «Спокойные» ядра оказываются обычно неодинакового размера, одни значительно крупнее других; можно думать, что крупные ядра содержат диплоидные комплексы.

В митозах часто можно точно установить число хромосом и определить хромосомные комплексы как с 28 хромосомами, из которых две выдаются по своей величине, так и диплоидные комплексы с 56 хромосомами. Также и у эмбрионов, в особенности после диапаузы, мы во многих митозах определили точно хромосомные комплексы. Кроме настоящих гаплоидных и диплоидных профаз мы наблюдали свыше 100 хромосом, а в других случаях даже меньше 20. Мы наблюдали также крупные клетки с двумя ядрами, повидимому, сливающимися позднее в стадии профазы, в результате чего возникает диплоидное ядро. В то время как в течение первых дней развития многие из хромосомных комплексов гаплоидны, диплоидны или анормальны, после диапаузы в эмбрионах, имеющих нормальный вид, ядра эмбриональных клеток оказываются гораздо более однородными. Хромосомные комплексы в нервных ганглиях у живых мурашей незадолго до вылупления нам до сих пор еще не удалось с точностью анализировать.

При развитии партеногенетических яиц часто наблюдаются аномалии. Иногда сильно изменен наружный слой яйцевой протоплазмы, очевидно в результате вредного химического действия активатора; в этом случае бластодерма и серозная оболочка образуются не на поверхности яйца, а отступают вглубь. В результате развитие захватывает здесь не все яйцо, а только половину его или даже меньше. Хотя в этом случае нам еще не удалось определить числа хромосом, но кажется вероятным, что здесь благодаря измененному соотношению между ядром и плазмой гаплоидные ядра не побуждаются к удвоению. В таких яйцах мы никогда не видели нормальных эмбрионов. Но и в таких яйцах, в которых поврежденный слой протоплазмы невелик, часто можно заметить различные процессы анормального развития. Если величина ядер в яйце сильно варьирует, то клетки с крупными ядрами, иногда с очень большим числом хромосом (свыше 100), вырастают до гигантских размеров. В этом случае они похожи на раковые клетки высших организмов, проникают между более или менее нормальными с виду эмбриональными клетками и как будто вредят развитию зародыша, а может быть и губят его. Часто внутри партеногенетических яиц с хорошо развитой серозной и желточными клетками мы не замечаем никаких следов зародыша или только слабые намеки на зародыш. Мне кажется поэтому весьма вероятным воззрение Бовери, который сопоставлял аномалии партеногенетического развития, сопровождающиеся многочисленными аномалиями митозов, с злокачественными опухолями человека: и здесь возникают огромные клетки с неправильно полиплоидными ядрами, причем эти клетки также вытесняют и уничтожают нормальные элементы организма.



В заключение я укажу, что мы наблюдали на разрезах развитие партеногенетических яиц, активированных следующими методами: 1) соляной кислотой, 2) иодом в иодистом калии, 3) формолом, 4) хлорным железом, 5) марганцовокислым калием, 6) азотнокислым серебром, 7) бертолетовой солью. Наблюдать на разрезах развитие яиц, активированных только повышением температуры, нам не удалось, потому что эти яйца оказались плохо зафиксированными.

Я рассчитываю в ближайшем году продолжать мои опыты с искусственным партеногенезом. Но так как я не уверен, что это мне удастся, то я предпочитаю уже теперь опубликовать результаты работы прошлого года. Я совершенно уверен, что каждый биолог может получить некоторое количество живых партеногенетических личинок тутового шелкопряда, использовав тот или иной из предложенных мною методов активации. Но чтобы получить нормальное партеногенетическое развитие, необходимо искусственно обеспечить диплоидность ядер с самого начала развития—напр. понижением температуры или наркотиками.

---

ОТДЕЛ ВТОРОЙ

# СТАТЬИ, ДОКЛАДЫ И РЕЧИ

# I. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МОРФОЛОГИИ [1]

Приношу свою признательность Организационному комитету съезда за оказанную мне честь предложением выступить с речью на первом торжественном заседании. Для меня это большое удовольствие. После настоящего заседания начнется деловая работа съезда, и члены его ознакомят нас с результатами своих специальных работ. Но сейчас мы можем оторваться от той или иной специальной области и заняться более широкими проблемами биологии. В. Оствальд сравнил отдельные науки с континентами и архипелагами, рассеянными среди океанов: высший идеал натуралиста—связать эти отдельные куски суши прочными перешейками. И я попытаюсь перебросить перешеек между великим физико-химическим материком и архипелагом биологических островов. Пусть порой у меня нехватит строительного материала, и тогда да будет мне позволено воспользоваться лодкой или даже перелететь над водой по воздуху на аэроплане натурфилософии. Проблема связи между физикохимией и биологией настолько обширна, что построение непрерывного перешейка еще не по силам нашему времени.

## I

Наиболее характерным признаком, отличающим живое от мертвого, является форма живых организмов. Естественно, что морфология, наука о форме, имеющая основное значение в ряду других биологических наук, возникла ранее других и в течение двух тысячелетий господствовала почти безраздельно. Для Аристотеля понятие о форме являлось антитезой понятию о веществе, и это противоположение было основой его дуализма. Такое противоположение сохранилось и до настоящего времени и выра-

[1] Речь на первом торжественном собрании III Всесоюзного съезда зоологов, анатомов, гистологов в Ленинграде 12 декабря 1927 года. Напечатано на немецком языке в «Biologisches Zentralblatt» в 1928 г. и по-русски в серии «Новейшие течения научной мысли» № 12, Госиздат, 1929.

жается в разделении всех биологов на две группы: морфологов—анатомов и систематиков, с одной стороны, и физиологов—биохимиков и биофизиков—с другой. В области научного биологического исследования проблемы формы и вещества оставались до недавнего времени почти столь же разделенными, как во времена Аристотеля. Попытки некоторых новейших исследователей провести аналогию между формой живого организма и кристалла были лишь немногим глубже аристотелевского сравнения.

Аристотель сравнивал форму организмов с формой статуи, изготовленной скульптором. Но нельзя не заметить существенной разницы между формой головы человека и изготовленной, например, из воска скульптурой этой головы, хотя внешние очертания головы в обоих случаях могут быть совершенно одинаковы. Форма восковой маски целиком привнесена извне, все свойства маски одинаковы по всем направлениям—возьмем ли мы эластичность, проницаемость и преломляемость для световых и звуковых волн и т. д. Но те же свойства живой головы и отдельных частей ее различны по разным направлениям, и этими векториальными свойствами каждой отдельной части организма на всех стадиях ее развития определяются ее внешние очертания или форма. Этим организм и походит на кристалл, свойства которого по разным направлениям различны. Но число осей организма огромно по сравнению с числом осей кристалла. Дать физико-химическое объяснение морфе живых организмов значит свести ее к векториальным свойствам кристаллов.

Великие открытия XIX века—учение о клетке, распространение на физиологию законов сохранения вещества и энергии и эволюционная теория—мало отразились на проблеме вещества и формы. Любопытна история первых открытий в области учения о клетке. Для Шлейдена растительная клетка была действительно клеткой и главной ее частью казалась оболочка, придающая ей определенную форму кирпичика. А Шванн полагал, что клетки выпадают из основного вещества, как кристаллы из насыщенного раствора. В этот период казалось, что понятие о форме объединилось с понятием о веществе. Однако в течение трех последующих десятилетий цитологи обратили внимание на другие составные части клетки—клеточное тело и ядро. Это было, конечно, огромным успехом науки, но этот успех был куплен ценою нового расхождения между проблемами формы и вещества. Макс Шульце формулировал учение о протоплазме как о живом веществе, носителе всех жизненных свойств. Для того, чтобы обосновать это понятие, пришлось выкинуть из клетки все то, что имеет форму, и прежде всего выкинуть оболочку, которая так определенно придает форму растительной клетке. Самое ядро, огромное значение которого не подлежит сомнению, оказалось выкинутым из понятия о «протоплазме». В особенности представители физико-химического направления до самого последнего времени отказывались относить к понятию о протоплазме все те структурные особенности, которые находили в клетке морфологи, иногда, правда, ошибочно распространявшие на живую клетку то, что они видели на мертвой, испорченной. Джек Леб, для которого проблема формы представлялась мало существенной, совершенно серьезно говорил о протоплазме как о «живом веществе» (а не так, как мы употребляем термин «клетка», забывая об его буквальном значении). Чемберс полагает, что наблюдать настоящую протоплазму мы можем всего лучше, отделив от нее путем центрифугирования все более тяжелые макросомы и микросомы и всплывающие наверх жировые капельки: остается бесструктурный коллоидальный раствор—это и есть живое вещество, протоплазма, конечно, лишенное формы, лишенное векториальных свойств. Приходится возвращаться к аристотелевскому дуализму и для объяснения формы организмов прибегать к принципу иного порядка—к душе, энтелехии. Это учение только с виду кажется физико-химическим, а на самом деле ведет к витализму.



Понятие о протоплазме как о живом веществе есть очевидный логический абсурд. Клетка есть механизм, состоящий из многих различных веществ, каждое из которых в отдельности не является живым и в той же мере лишено жизни, как и всякое другое вещество. Основное свойство вещества—делимость—неприменимо к живой клетке, так как часть клетки резко отличается по своим свойствам от целого. В этом отношении мы еще могли бы сравнить клетку с отдельной молекулой, которая также не может быть разделена на части без резкого изменения свойств, но и это сравнение не подходит, так как от клетки, например, от амебы, мы можем отсекать части, не нарушая существенно основных ее свойств. Клетка есть организм—система высшего порядка, состоящая из многих веществ, большинство из которых обнаруживает с несомненностью характерное свойство вещества—делимость.

Каждой клетке присуща, как и всякой машине, определенная геометрическая форма. Правда, амеба, как показывает само название, определенной формы не имеет, но это относится только к очертаниям ее тела, а ядро, без сомнения, имеет и здесь определенную форму, и если биолог стремится дать физико-химическое объяснение жизни, он не должен забывать, что и форма должна быть объяснена физико-химически.

## II

Эта проблема физико-химического объяснения формы клетки занимает меня уже 25 лет. В 1904 г. я впервые выступил с тео-

рией, в основу которой было положено представление, что клетка и все ее части представляют собою более или менее сложные системы гидросолов и гидрожелов. Гидросолы являются коллоидальными растворами, частицы которых обнаруживают подвижность, как жидкости с различной вязкостью. Как бы ни велика была вязкость жидкой капли, она не может иметь стойкой постоянной формы и всегда стремится принять форму шара. Но гидрожелы, частицы которых связаны между собой, обнаруживают определенную эластичность—сопротивление изменению той или иной их естественной формы. Такая эластичность может быть очень слаба, и такие гидрожелы по своим свойствам мало отличаются от гидросолов с высокой вязкостью. Но нам известны и такие органические гидрожелы, эластичность которых приближается к эластичности железной проволоки или пластинки. Таково вещество целлюлезных оболочек растительных клеток и коллагеновых волокон сухожилий. Цитологам прежнего направления эти вещества кажутся почему-то мертвыми, и они исключали их из своего мистического понятия «протоплазмы». А по моему представлению они в той или иной степени являются неотъемлемой частью всякой живой клетки, всякого ядра и всякого иного органа клетки, имеющего определенную форму; последняя и определяется скелетом клетки, состоящим из гидрожелов. При этом у растительных клеток скелетом является прежде всего наружная оболочка, а у большинства животных клеток твердая наружная оболочка или вовсе отсутствует или эластические свойства ее настолько слабы, что она не может сдерживать стремление жидкого содержимого клетки принять шарообразную форму. Тем не менее, и клетки, лишенные или почти лишенные эластической оболочки, могут иметь определенную, иногда очень стойкую форму, если на поверхности их залегают волокна из гидрожела, имеющие, например, форму спирали. На ряде различных примеров я постарался показать, что самые разнообразные клетки—инфузории, эритроциты, спермии различных животных, мускульные и нервные клетки—обязаны своею стойкой формой частью твердым оболочкам, частью же твердым фибриллям, заложенным на их поверхности. Эти скелетные фибрилли придают определенную форму жидким каплям совершенно так же, как твердые обручи изменяют форму масляных шаров в опытах Плато. Я не буду останавливаться на различных примерах клеток, форма которых определяется скелетными волокнами, так как в этой книге приведено много таких примеров, но приведу лишь несколько данных о структуре нервных клеток.

Не подлежит сомнению, что в основе строения нервной клетки и ее нервных отростков лежит формоопределяющий аппарат твердых нервных фибриллей. Назначение нервной ткани



связывать прочною связью те пункты тела, которые воспринимают раздражение, с теми, которые отвечают на раздражение, т. е. с мускульными, железистыми и пигментными клетками. Когда ребенок дотрагивается пальцем до горячего предмета, он тотчас же оттягивает руку, сокращает определенные мышцы. Значит, в теле ребенка имеются определенные нервные связи между осязательными клетками кожи и соответствующими мускульными клетками. Каждая такая дуга безусловного рефлекса, заложенная в наследственной организации и сохраняющаяся на всю жизнь, несмотря на бесконечно разнообразные формы обмена веществ в организме, должна иметь в своей основе действительно твердую скелетную дугу, так как невозможно представить себе жидкие струи—течения, обладающие подобной прочностью и постоянством в течение десятков лет. То же самое относится и к условному рефлексу: с того времени, как мы обучились грамоте и до самого конца жизни, мы произносим звук А, когда видим начертание этой буквы. Это значит, что при образовании условного рефлекса у нас закрепляется реальная рефлекторная дуга—твердая нить, связывающая определенные зрительные клетки с определенными голосовыми мышцами, или точнее небольшой отрезок этой твердой нити, связывающей друг с другом прочно фибриллярной связью две ганглиозных клетки коры большого мозга, так как приводящие и отводящие части этой рефлекторной дуги уже заложены в большой своей части в нашей наследственной организации. Совершенно очевидно, что все эти твердые нити должны быть налицо в нервной системе, хотя бы мы их и не видели в микроскоп. Но во многих случаях их удается увидать: это—нервные фибрилли, формативная роль которых ясно видна на окрашенной нервной клетке, изображенной на рис. 45 (стр. 175). Некоторые биологи выражают сомнение в том, что нервные фибрилли существуют на самом деле в живой клетке, и склонны считать их за результат фиксировки и окрашивания. Поэтому я даю здесь три фотографии, приготовленные в моем институте



Рис. 1. Микрофотография нервного ганглия живой личинки Corethra, приготовленная П. И. Живаго.

П. И. Живаго с живых нервных клеток прозрачной личинки (рис. 1 и 2), и Б. В. Кедровским с нервных клеток живого Cheirocephalus Josephini (рис. 3). Личинка осталась живой после фотографирования и из нее вышел нормальный комар, так что прижизненность ясно видных на фотографии фибриллярных

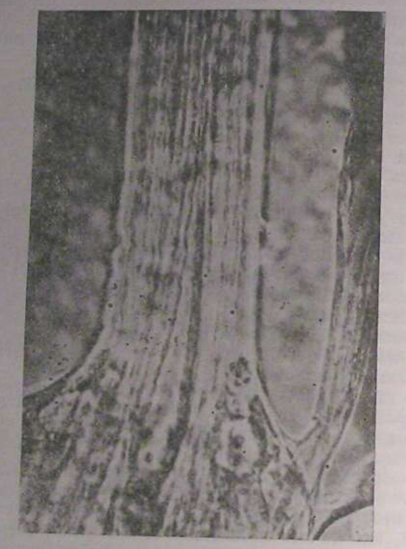


Рис. 2. Микрофотография живого нерва личинки Corethra, приготовленная П. И. Живаго.

структур никакому сомнению не подлежит. Рачек после микрофотографирования также оставался живым.

Нет никаких оснований из наличия фибриллярных структур в нервах и ганглиозных клетках выводить, что именно самые фибрилли являются проводниками нервного тока. Их главная функция—скелетная: определять прочную связь между рецепторными и эффекторными пунктами. Мы знаем в настоящее время, что нервный ток есть действительно ток—движение с определенной скоростью по нерву. Нервный ток начинается



в рецепторном пункте нарушением равновесия между ионами в пункте раздражения и, по всей вероятности, заканчивается в эффекторном пункте таким же нарушением ионного равновесия. Скорость передачи нервного раздражения по нерву такова, что это движение мы можем скорее всего представить себе в форме диффузии некоторых ионов или молекул в тончайшем жидком слое (толщиной в несколько молекул), облекающем скелетные фибрилли. Если мы представляем себе нервный процесс столь простым и однообразным для всей рефлекторной деятельности, то сложность нашей нервно-психической жизни приходится приписать целиком сложности и разнообразию той сети скелетных твердых фибриллей, которую представляет нервная система. Высокое значение нервных фибриллей нисколько не умаляется оттого, что мы их называем скелетными, формоопределяющими, так как с моей точки зрения форма является самым существенным признаком всего живого.

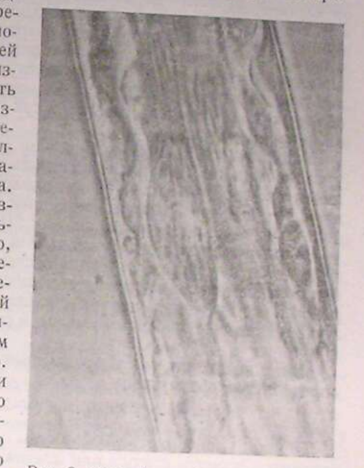


Рис. 3. Микрофотография нервных клеток живого рачка (Cheirocephalus Josephini) по Б. В. Кедровскому.

Нервные фибрилли определяют прежде всего форму рефлекторной дуги, т. е. того тончайшего пограничного жидкого слоя, по которому протекает нервный ток. Форма самой ганглиозной клетки или нерва в некоторых случаях (как на рис. 1) определяется теми же фибриллями, но иногда и другими скелетными образованиями. В недавно опубликованной работе над нервными структурами у медуз Боцлер[1] в качестве возражения против моего взгляда на скелетную функцию нервных фибриллей приводится тот факт, что у медуз пучок нервных фибриллей может извиваться, в то время как очертания самого нерва остаются ровными. Это означает только, что в данном случае на поверх-

[1] Ztschr. f. wiss. Zool., 1927.

ности нерва имеются собственные скелетные структуры, может быть, особые оболочки, подобные неврилемме и миэлиновой оболочке нервов позвоночных животных; нервные фибрилли определяют здесь только форму тончайших жидких слоев, проводящих нервный ток.

Очень сложную внешнюю форму мы находим у инфузорий, причем здесь эта стойкая внешняя форма сочетается с явно жидким аггрегатным состоянием эндоплазмы. Внешняя форма инфузории отчасти—но только в самых общих грубых чертах—определяется наличием твердой поверхностной оболочки—пелликулы. Можно было бы заранее предвидеть, что здесь в поверхностном слое должны находиться и твердые скелетные волокна, определяющие все скульптурные особенности этой сложной внешней формы. И действительно, их здесь удается обнаружить именно в том виде и в тех пунктах, как это можно было заранее ожидать.

Устойчивость системы «жидкая капля—твердый скелет» у различных простейших может быть весьма различна, и мы имеем все переходы от забронированной в панцырь и никогда не меняющей своей формы перидинеи или Climacostomum до определенно сократимых видов, как Stentor и др.

Сократимые клетки могут быть или совсем лишены скелета, как амебы, совершающие неупорядоченные движения, или же они обладают скелетом, назначение которого переводить неупорядоченные движения жидких составных частей протоплазмы в упорядоченные движения мускулов (мионем), жгутов, ресниц и пр.

Для каждой стадии упорядоченного движения равновесие определяется формулой:

$$S + E_s + T + V_n = E_v + N + P + V_g.$$

В левой половине этой формулы показаны силы, которые стремятся вернуть клетку или клеточный орган к нормальной для жидкой капли шарообразной форме, а именно: поверхностное натяжение жидкой капли ($S$), давление со стороны сферической оболочки там, где она существует, как в яйцах ($E_s$), внутренний тургор—осмотическое и коллоидальное давление ($T$) и вязкость аморфных сферических частиц коллоидального раствора ($V_n$). В правой половине формулы—эластические силы, выводящие жидкую каплю из сферического состояния к той или иной естественной для твердых скелетных образований форме: векториальная эластичность скелетных структур ($E_v$), смачиваемость скелетных образований жидкой протоплазмой ($N$), ориентированное внешнее давление, напр., давление кожи или соседних мускулов ($P$), и, наконец, упорядоченная вискозность, т. е. сцепление между коллоидальными частицами, имеющими определенную



кристаллическую форму ($V_g$). В каждой половине формулы компоненты только перечисляются; их математическая зависимость может быть сложной.

В задачу моего настоящего доклада не входит сводка всех тех случаев клеточных структур, которые нашли свое объяснение в предложенном мною принципе. Укажу, кроме своих работ, на работы моих сотрудников Г. О. Роскина о структуре гладких мышечных волокон и Л. С. Пешковской о скелете инфузорий, из немецких биологов—работы Р. Гольдшмидта по цитологии аскариды, Маркуса—по поперечнополосатым мышечным клеткам, М. Гартмана, который в своей последней книге «Общая биология» применил мой принцип к объяснению разнообразных клеточных структур. За последнее время я работал по изучению пигментных клеток у амфибий, рыб и головоногих моллюсков и убедился, что и здесь движения хроматофоров подчиняются этому принципу, причем роль скелетных образований играют или волокна, развивающиеся в самых хроматофорах, или окружающие соединительнотканные волокна и другие внешние структуры определенной формы.

Я хотел бы остановиться здесь только на одном обстоятельстве. Физиологи, представляющие «протоплазму» в виде коллоидального раствора, для объяснения тех или иных преходящих клеточных структур нередко склоняются к признанию в протоплазме особого переходного аггрегатного состояния — жидких кристаллов или кристаллических жидкостей. Не отрицая возможности таких переходных состояний в тех или иных частях клетки, я полагаю, однако, что они не могут объяснить стойкости той морфы, которую мы обычно наблюдаем в клетке. Ведь никому, конечно, не придет в голову приписать скелетным волокнам сухожилий переходное аггрегатное состояние. Врожденные безусловные нервные рефлексы сохраняются у животного в течение всей его жизни, точно так же как и многочисленные условные рефлексы, приобретаемые в раннем периоде. Неизбежным выводом из этого наблюдаемого факта является заключение, что в основе нерва, связующего определенные рецепторные и эффекторные элементы, лежат твердые нити—фибрилли, обладающие высокой эластичностью и прочностью, отсутствующей у кристаллических жидкостей и других переходных состояний.

Может быть мы имели бы бо́льшее право приписывать переходным аггрегатным состояниям такие морфологические структуры, которые имеют лишь кратковременную длительность и лишены обратимости, характерной для мускульных клеток, ресниц и других подвижных органов клетки. Сюда относятся веретена и сияния, возникающие при митотическом делении и через короткое время исчезающие или по крайней мере теряющие

свою форму. Но недавние прекрасные исследования Белара показали, что и в основе этих структур лежат твердые скелетные фибрилли. Применяя мои методы изменения осмотического давления, Белар и здесь установил высокую сопротивляемость изменению формы, т. е. высокую эластичность. Значит, и в этих временных структурах мы имеем скелетные образования в твердом, а не в каком-либо переходном аггрегатном состоянии.

Подводя итоги, я решаюсь попрежнему с полной определенностью утверждать, что каждая клетка представляет систему из жидких составных частей и твердых скелетных образований, которые и определяют морфу. Если даже применяя ультрамикроскоп, мы лишь в редких случаях можем видеть скелетные фибрилли в живых или фиксированных клетках, то это доказывает лишь то, что фибрилли эти очень тонки—тоньше 0,01μ, или что по коэфициенту лучепроломления они не отличаются от окружающего их коллоидального раствора.

В бьющемся сердце зародыша цыпленка мускульные клетки кажутся нам оптически пустыми, и тем не менее ясно, что они должны обладать поперечнополосатой структурой; но их структурные элементы тоньше, чем 0,01μ, а потому и не видны даже при ультрамикроскопическом изучении.

## III

Когда я устанавливал вышеизложенную теорию, я не имел возможности подойти к разрешению одного очень важного основного вопроса. Откуда возникают в клетке формативные элементы с их ясно выраженными векториальными свойствами, и прежде всего с различной в разных направлениях эластичностью. Я имел возможность ссылаться лишь на то, что они могут возникать в результате различных натяжений или затвердения струйчатых движений жидкой протоплазмы. В то время, когда появились мои первые печатные работы по этому вопросу, наши сведения о структуре коллоидов и структуре твердого тела были еще очень несовершенны. В физической химии еще царила точка зрения Оствальда о нереальности понятия атома и молекулы. Коллоидальное и кристаллическое состояние считали резко различными состояниями вещества. При этих условиях искать источника векториальных свойств клеточных структур в свойствах коллоидального вещества представлялось весьма затруднительным.

Если у биологов еще до сих пор держится представление о коренном различии между коллоидальным и кристаллическим состоянием, то для физико-химика это противоположение уже не кажется таким резким, как во времена Грэхема. Здесь прежде всего следует отметить ряд работ нашего русского физико-



химика П. П. Веймарна (1907—1914), который развил теорию о полной непрерывности перехода между микроскопическими кристаллами и отличающимися от них только постепенно убывающей величиной субмикроскопическими, ультрамикроскопическими и, наконец, совсем невидимыми частицами так наз. «коллоидальных растворов», при дальнейшем уменьшении частиц до размеров отдельных молекул переходящих в настоящие растворы. На огромном экспериментальном материале Ф. Веймарн показал, что, изменяя концентрацию пересыщенных растворов разнообразных химических соединений, можно получать выпадение осадка или в виде настоящих кристаллов или в виде коллоидальных взвесей и растворов, частицы которых нам или кажутся по своим малым размерам аморфными, или даже совсем невидны и в ультрамикроскопе. Как мелкие кристаллы могут вырасти в крупные, так и эти якобы «аморфные», коллоидальные частицы вырастают в ясные кристалы.

Таким образом уже опыты ф. Веймарна с неорганическими коллоидами устанавливают, что коллоидальные частицы не являются аморфными, а представляют собою мельчайшие кристаллики с ясно выраженными векториальными свойствами. За последние годы взгляды. Веймарна развиты и углублены немецким физико-химиком Габером, и их представление о кристаллической природе большинства коллоидальных частиц распространено и на органические коллоиды. На ряде примеров, преимущественно органических клеточных скелетов удалось при помощи точных методов установить их кристаллическую природу и изучить их векториальные свойства.

Под влиянием этих первых физико-химических открытий вспомнили о старой давно забытой мицеллярной теории Нэгели. Еще 70 лет тому назад этот знаменитый немецкий ботаник развил теорию построения различных клеточных структур и прежде всего целлюлезной оболочки и органических волокон из кристаллических частиц—мицелл. Размеры мицелл по Нэгели больше размеров молекул: подобно кристаллам,— это аггрегаты однородных молекул, имеющие определенную форму. Нэгели представляет их схематически в виде палочек очень малых размеров, неразличимых при самых сильных увеличениях микроскопа. Как все кристаллы, мицеллы по Нэгели обладают анизотропией или, как мы выражаемся теперь, векториальными свойствами; их эластичность и оптические свойства (лучепреломление) различны по разным направлениям; отсюда двоякое лучепреломление клеточных оболочек, мускулов и т. п., отсюда же неравномерное набухание клеточных оболочек и волокон по разным направлениям. Мицеллы могут быть рассеяны в водном растворе беспорядочно подобно молекулам или же сближаются между собой в опре-

деленном порядке, образуя вытянутые параллельные ряды в волокнах. Промежутки между мицеллами заполнены водою; при разбухании оболочек и волокон эти промежутки увеличиваются, при отбухании уменьшаются.

Эту мицеллярную теорию Нэгели не следует смешивать с позднейшими теориями Альтмана, Гейденгайна и др., согласно которым протоплазма состоит из организованных живых единиц—биофоров, гранул, фибриллей и т. д. Во-первых, Нэгели отнюдь не считает свои мицеллы специфически жизненными, и ту же мицеллярную структуру он приписывает и студенистой кремневой кислоте, а, во-вторых, Альтман и другие защитники зернистого строения протоплазмы не приписывают своим гранулам кристаллической природы, которая так существенна для мицелл Нэгели.

Мицеллярную теорию Нэгели следует сравнивать, конечно, не с этими чисто морфологическими воззрениями, а с современными коллоидально-химическими взглядами и притом не в их первоначальной форме, когда коллоидальные частицы считались аморфными, а в той форме, которую учение о коллоидах приняло после работ П. П. Веймарна и Габера. Мицеллы Нэгели тождественны с кристаллическими дисперсными частицами ф. Веймарна.

Мицеллярная теория Нэгели до самых последних лет не пользовалась популярностью, считалась схоластической и необоснованной. Ее решительно отвергал Бючли, пытавшийся заменить ее своей теорией ячеистой структуры протоплазмы. Но особенно поколебал фон Эбнер, предложивший иное объяснение для двоякой лучепреломляемости клеточных оболочек и волокон, не требующее наличия здесь кристаллической структуры. Этот биолог показал, что теоретически двоякое лучепреломление в паутинных нитях в твердых волокнах, вытягиваемых искусственно из слюны, яичного белка и др. коллоидальных растворов, может быть объяснено и при наличии аморфных шарообразных коллоидальных частиц, правильная ориентировка которых является результатом одностороннего натяжения. В течение 40 лет эта эбнеровская теория «анизотропии натяжения» господствовала в биологии, так как находилась в соответствии с учением об аморфном состоянии коллоидальных частиц; она совершенно вытеснила нэгелевское учение о «кристаллической анизотропии» клеточных оболочек и волокон. Но когда физико-химики пришли к заключению, что коллоидальные частицы имеют кристаллическое строение, явилась необходимость экспериментально проверить, какого рода анизотропию мы имеем в органических волокнах. Эта проверка была блистательно проведена Амброном (1919). Пропитывая анизотропные волокна жидкостями с различным



показателем лучепреломления, в некоторых случаях удается совершенно устранить двоякое лучепреломление. При повышении показателя преломления пропитывающей жидкостью анизотропия понижается до нуля, а при дальнейшем повышении она снова увеличивается. В этих случаях можно с уверенностью применить эбнеровскую теорию «анизотропии натяжения». Однако в других случаях у большинства органических волокон в точке оптимально подобранного показателя преломления пропитывающей жидкости все же остается позитивное или негативное двоякое преломление; следовательно, здесь кроме анизотропии натяжения имеется и кристаллическая анизотропия, т. е. здесь самые частицы, мицеллы, имеют кристаллическую структуру. Работы Амброна восстановили таким образом мицеллярную теорию Нэгели.

Наконец еще более ясное доказательство кристаллической природы коллоидальных частиц клетки дало применение к их изучению метода дифракционных решеток Брэггов и фон Лауэ. При помощи этого метода удается с точностью определить расположение атомов внутри молекул кристаллических тел. Благодаря этому методу атомы и молекулы принимают характер конкретных тел определенной величины, находящихся на определенных расстояниях друг от друга. Вследствие технических затруднений до сих пор удалось исследовать лишь немного органических волокон. Но фотографии, полученные при пропускании X-лучей через клеточные оболочки и различные растительные волокна, шелковые паутинки, волос и т. д.,—показывают, что во всех этих случаях в основе клеточных структур лежат более или менее правильно ориентированные удлиненные кристаллические частицы.

## IV

Таким образом современный биолог, изучая природу морфологических структур в организмах, имеет право исходить из того положения, что многие входящие в состав клетки химические вещества рассеяны в жидких водных растворах в форме кристаллических частиц, обладающих векториальными свойствами. Морфа организма уже не является теперь их специфически жизненной особенностью, а может быть выведена из морфы химических частиц и их кристаллических аггрегатов мицелл.

На рис. 4 изображена схема правильно ориентированных мицелл[1]. Такое расположение их присуще многим целлюлезным оболочкам. На основании изучения оптических свойств посеребренных оболочек удалось в некоторых случаях определить

---

[1] В основу рис. 4—9 положены несколько измененные схемы В. И. Шмидта (W. I. Schmidt, Naturwiss., 1924).

довольно точно размер мицелл и межмицеллярных, заполненных водою промежутков: размеры и тех, и других определяются приблизительно в $10^{-6}$ см $= 0{,}01\ \mu$, т. е. они лежат уже за пределами даже ультрамикроскопической видимости. Мицеллы представлены схематично в виде палочек с тремя различными осями, которым сопутствуют различные показатели преломления. В действительности очертания этих кристаллов, вероятно, более сложны и лишь отчасти выравнены гидратационной водой. Два главных электрических заряда—положительный и отрицательный, определяющие сцепление между мицеллами, показаны на двух полюсах длинной оси. Вследствие этого сцепление между мицеллами по длинной оси значительно больше сцепления по другим направлениям, обусловливаемым второстепенными электрическими зарядами. Величина кристаллических мицелл определяется, с одной стороны, строением молекул, а с другой—свойствами коллоидального раствора: для каждого коллоидального раствора величина частиц постоянна и колеблется в узких пределах. При прочих равных условиях величина мицеллы определяется поверхностным натяжением, которое понижается при увеличении размера частицы; при дальнейшем росте мицеллы поверхностное натяжение перестает сдерживать, и мицелла распадается надвое. Такое распадение, «размножение» коллоидальных частиц действительно наблюдается в эмульсиях.

На рис. 5 изображена схема возникновения из дисперсного раствора волокон, состоящих из жела. Примером такого процесса может служить выпадение волокон фибрина из плазмы крови. В жидкой плазме (рис. 5) мы должны представить себе беспорядочно разбросанные в разных направлениях мицеллы. При условиях свертывания наступает процесс кристаллизации (рис. 5): мицеллы ориентируются в одном направлении, определяющемся часто какими-либо опорными пунктами, например, тромбоцитами. В результате получается скелетное волокно, которое растет путем новых наслоений мицелл и при известной толщине становится видимым при микроскопическом или, по крайней мере, ультрамикроскопическом изучении.

Рис. 4. Схема расположения мицелл. Два верхних ряда изображают четыре мицеллы в продольном направлении с осями симметрии $R_\alpha$ и $R_\beta$; снизу — поперечники двух мицелл осями $R_\beta$ и $R_\gamma$



Эластические свойства этого волокна, вызванные сцеплением мицелл в продольном направлении, выше чем в поперечном, и в коллагеновых волокнах продольная эластичность, сопротивление разрыву достигает очень высокой мощности. Напротив, эластичность в поперечном направлении невысока, и скелетные волокна в хвосте спермиев, в ресницах, в краевом волокне эритроцитов и пр. нередко рассыпаются на волоконца фибрилли, как показано на рис. 5 снизу: видимые волоконца состоят, конечно, из целого пучка мицеллярных рядов и способны к дальнейшему расщеплению, как это всюду видит М. Гейденгайн.

Рис. 6 представляет схему разбухания волокна, состоящего из мицелл. При пропитывании водою (напр. при подкислении или подщелачивании коллагеновых волокон) самые мицеллы прежде всего разбухают вследствие притяжения гидратацион-

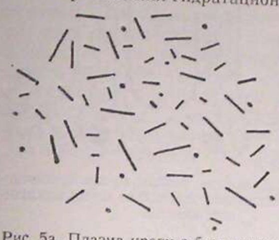
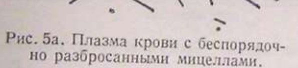



Рис. 5а. Плазма крови с беспорядочно разбросанными мицеллами.

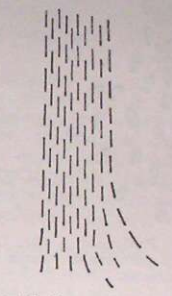


Рис. 5б. Ориентация мицелл при выпадении волокон фибрина.

ной воды кристаллами, а затем увеличиваются межмицеллярные промежутки. Ввиду векториальных различий эластических связей по разным направлениям раздвигание мицелл по продольной оси значительно меньше, чем по обеим поперечным осям, вследствие чего волокно разбухает главным образом в толщину. При дальнейшем разбухании мицеллы могут рассыпаться, и соответствующая часть волокна превращается в жидкую каплю—сол, как это наблюдается нередко в непрочных структурах, напр., в закрепленных псевдоподиях солнечников, корненожек и радиолярий.

Рис. 7 дает схему роста жгутов, наблюдавшегося, напр. Р. Гольдшмидтом в культурах ткани семенников, когда в течение немногих секунд с поверхности сперматиды вырастали неподвижные нити, позднее покрывавшиеся жидкой протоплазмой и начинавшие сокращаться. Здесь мы имеем также, пови-

димому, процесс кристаллизации волокна из мицелл, причем пунктом опоры кристаллизации является, вероятно, базальное тельце. Мицеллы вырастают здесь в окружающую среду на основании тех же физико-химических законов, по которым длинные молекулы эфиров жирных кислот поднима-

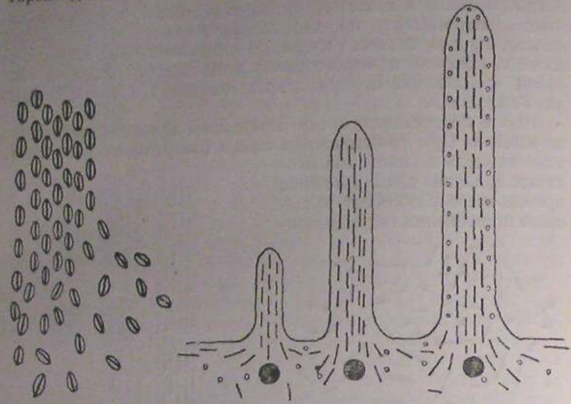


Рис. 6. Разбухание мицелл и распадение волокна.

Рис. 7. Возникновение ресниц путем проникновения в псевдоподию правильно ориентированных мицелл.

ются над поверхностью воды в опытах Брэгга и др. с тончайшими пленками.

Рис. 8 изображает схему аксподии солнечников или фораминифер, где осевая слабо эластичная скелетная нить кристаллизуется из мицелл под влиянием натяжения движущейся в определенном направлении жидкости и снова рассыпается на мицеллы на противоположном конце.

Рис. 9 иллюстрирует вероятное расположение мицелл в мионеме, которая у сувойки и других инфузорий, а также в ряде гладких мышечных волокон представляет цилиндрический канал, наполненный сократимой жидкостью; в стенке канала мицеллы ориентируются параллельно поверхности и слагаются в скелетную оболочку, тогда как в середине мицеллы разбросаны, и кинoплазма сохраняет свойства жидкости.

Если рис. 4—9 представляют собою схемы, нарисованные на основании гипотетических соображений, то рис. 10—12, заимствованные мною из недавно опубликованной работы



Фрея, составлены на основании оптических свойств клеточных оболочек, после определения коэфициентов лучепреломления в разных направлениях. На рис. 10 изображена целлюлозная оболочка решетчатого сосуда Cucurbita: здесь мицеллы расположены параллельно поверхности, но их главные оси еще не ориентированы. В волокнах рами (рис. 11) уже имеется полная ориентировка осей, что ясно сказывается в оптических свойствах; эти волокна дают превосходные точечные рентгеновские

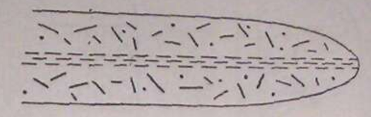


Рис. 8. Схема аксоподии солнечника.

решетки. Спиральные сосуды той же рами (рис. 12) дают несколько уклоняющиеся линейные рентгеновские решетки, вследствие того, что мицеллы спиральных нитей образуют свои кристаллические системы:, вероятно, образование последних стоит в связи с спиральными токами протоплазмы в развивающихся сосудах. Такое же спиральное движение яйца при проходе в яйцевод курицы ведет к образованию спиральных халаз в белке куриного яйца, с одной стороны, и к соответствую-

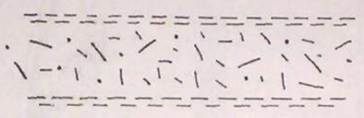


Рис. 9. Схема расположения мицелл в мионеме.

щей мицеллярной структуре белковой оболочки яйца, с другой стороны.

Наконец, рис. 13, взятый также из работы Фрея и основанный на изучении оптических свойств, изображает расположение мицелл в окаймленных порах злаков.

Мы имеем основания думать, что кристаллизационная ориентировка мицелл, первоначально разбросанных в жидкой протоплазме индиферентной амебообразной клетки, ведет к постепенному возникновению твердых скелетных образований—оболочек и волокон—придающих клетке определенную форму. Эта ориентировка регулируется теми или иными натяжениями, возникающими при движении жидкой про-

топлазмы; там, где в результате ее образовался твердый жел, соответствующая морфа закрепляется и по миновании времен-

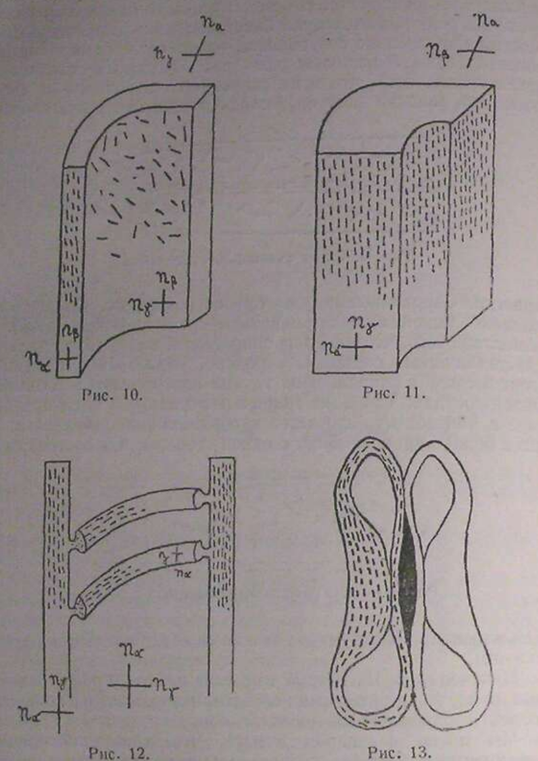


Рис. 10. Рис. 11.

Рис. 12. Рис. 13.

Рис. 10—13. Расположение мицелл в различных растительных объектах, установленное Фреем на основании изучения оптических свойств.

ных натяжений протоплазмы. Но даже и очень твердые скелетные образования могут перестраиваться путем изменения в ориен-



тировке мицелл, что мы наблюдаем, напр., в известных фактах перестройки костных пластинок под влиянием механических натяжений в головках трубчатых костей позвоночных.

## V

Мы видим, что морфа организмов вытекает в первую очередь из морфы коллоидальных частиц — мицелл разнообразных входящих в состав различных составных частей клетки химических веществ — углеводов, белков, альбуминоидов и пр. Векториальные свойства этих кристаллических частиц зависят, конечно, от векториальных свойств молекул этих веществ. В настоящее время мы можем с уверенностью утверждать, что молекулы обладают определенной морфой. Так, молекулу воды Блу (1927) рисует в виде треугольника, одну из вершин которого занимает ион O, а две других—ионы H (рис. 14). Двойной отрицательный электрический заряд помещается в углу, занятом O, а центр тяжести обоих положительных зарядов—по середине стороны треугольника, соединяющей оба иона H. Таким образом, получается двуполюсная фигура — диполь. Размеры водной молекулы с окружающим ее полем действия определяются около $10^{-8}$ см $= 0{,}0001\mu$. Предполагается, что молекулы воды часто соединяются в цепи, тогда их размеры увеличиваются.

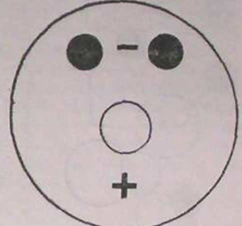



Рис. 14. Схема молекулы воды по Блу.

Применение метода рентгеновских решеток к изучению тончайших пленок мыльных пузырей и маслянистых жидкостей, растекающихся на поверхности воды, позволило установить размеры и форму многих органических молекул. Брэгг в своей работе, напечатанной два года назад, дает сводку своих и чужих экспериментов этого рода. Тончайшие пленки многих органических веществ—черные пятна на максимально надутых мыльных пузырях—оказались состоящими во многих случаях из одного ряда молекул, ориентированных перпендикулярно или почти перпендикулярно к поверхности. Для ряда органических веществ (жирные кислоты, спирты, кетоны, эфиры и др.) удалось измерить длину этих молекул ($23—52 \cdot 10^{-8}$ см $= 0{,}0023—0{,}0052\ \mu$) и показать, что они представляют собою длинную цепочку, в которой атомы углерода лежат по одной прямой или спиральной линии.

Рис. 15. Строение молекулы октилового эфира пальмитиновой кислоты по Маку.

На рис. 15 представлена, заимствованная из работы американского химика Мака (1925), схема молекулы октилового эфира пальмитиновой кислоты:

$$C_{15}H_{31}-\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C}-O-C_{8}H_{17}$$

Согласно рентгеновскому исследованию Мюллера-Шерефа. 23 атома углерода расположены в одну зигзагообразную линию, преломленную по середине. Абсолютная длина такой молекулы около $30 \cdot 10^{-8}$ см, около 0,003 μ, при поперечнике в 0,00038 μ.

Представляется вероятным, что и белковые молекулы, наиболее интересные для биолога, имеют вид таких же длинных нитей, только с большим поперечником. Правда, мы еще очень мало знаем о структуре белковых молекул. Когда я был студентом, проф. Мороховец на своей вступительной лекции в течение двух часов доказывал нам, что «наука еще ничего не знает о белках». За истекшие с того времени годы химия белков, конечно, продвинулась вперед, но и теперь мы можем с полным правом утверждать, что химия еще почти ничего определенного не знает о структуре белков. Правда, благодаря исследованиям Э. Фишера установлено, что при процессе распада молекулы исследованных белков распадаются на аминокислотные группы, разнообразие которых ограничивается небольшим числом (около 18). Но, во-первых, до сих пор подвергнуты обследованию лишь немногие белки, преимущественно находящиеся вне структуры самих клеток, как белки куриного яйца, кровяной сыворотки, запасные питательные



белки семян растений и пр. Вряд ли можно сомневаться в том, что эти белки являются сами продуктами распада и их молекулы лишь обломки тех молекул, которые входят в состав важнейших клеточных структур—ядерных. Ядра—головки спермиев — также подвергались анализу, но, конечно, только в целом, так как, без сомнения, в состав ядра входит много разных химических соединений. Поэтому для современной химии остается даже незатронутым вопрос о том, какова структура молекул хроматина и других, вероятно, еще более важных составных частей ядра. Но и по отношению к более простым, доступным для химического анализа белкам вопрос о структуре молекул остается еще неразрешенным. Имеется немало попыток определить различными методами молекулярный вес белка. Получаются огромные цифры в 10000—200000. Но у нас нет уверенности, что эти данные относятся к молекуле, а не к более или менее сильно гидратизированной мицелле. Еще менее мы знаем о форме белковой молекулы. До сих пор к вопросу о форме химики приступают лишь на основании своих попыток синтезировать белкообразные соединения из аминокислот. Но химические методы, которыми до сих пор производятся эти попытки, очень грубы и, конечно, не соответствуют естественному синтезу. Как выразился на последнем международном физиологическом конгрессе Кнооп: «все высказанные в литературе воззрения относительно естественного синтеза аминокислот гипотетичны и или в высшей степени невероятны, или даже определенно ложны».

С этими существенными оговорками я позволяю себе все же коснуться вопроса о форме белковой молекулы, которая, очевидно, лежит в основе всей проблемы о физико-химической природе морфологических организмов. Из многочисленных современных гипотез я выбираю наиболее разработанную классическую гипотезу Э. Фишера, хотя многим химикам она кажется уже устаревшей.

На рис. 16 изображена молекула гипотетического полипептида Э. Фишера, соединяющая в себе 17 известных аминокислот. Атомы H, C, O, N и S изображены здесь особыми значками. Возможно, что связи между аминокислотными группами в белках могут иметь и другую форму, но весьма вероятным является предположение, что молекула гептакайдекапептида имеет действительно вытянутую форму, как молекулы жирных кислот, спиртов, пептонов и т. д. Длина такой молекулы—0,01 μ при ширине в 0,0005 μ при молекулярном весе 2446. Число изомеров, возможных при перестановке внутри молекулы 17 аминокислот, огромно — около 1 триллиона.

Если бы мы захотели напечатать в самой упрощенной форме, как печатаются логарифмические таблицы, этот триллион

изомеров гептакайдекапептида (A, B, C, D, E, F, G, H, I, K, L, M, N, O, P, R, S; B, A, C, D, E, F, G, H, I, K, L, M, N, O, P, R, S и т. д.) и предоставили для выполнения этого плана все ныне существующие типографии мира, выпуская в год 50 000 томов по 100 печатных листов, то до конца предпринятой работы протекло бы столько же лет, сколько их прошло с архейского периода до настоящего времени. Допустим, что мы научились легко и быстро синтезировать сложные полипептиды по методу Фишера или Абдергальдена, но, конечно, на каждый синтез придется затрачивать больше времени, чем на набор 17 типографских знаков. И найти из триллиона возможных изомеров тот, который по своим свойствам совпадает со свойствами данного определенного полипептида, будет особенно затруднительно. А между тем, очевидно, что в живых организмах при процессе ассимиляции белка из имеющихся в растворе аминокислот происходит синтез молекул, строго совпадающих с образцами уже имеющихся белковых молекул. Этот процесс «ассимиляции», т. е. точного уподобления вновь возникающих из аминокислот белковых молекул тем образцам молекул, которые уже существуют в данном пункте, является одним из самых загадочных жизненных процессов.

Наиболее простой гипотезой для объяснения ассимиляции является, как мне кажется, заключение, что процесс синтеза белковых молекул сводится к кристаллизации вокруг уже существующих белковых молекул или их аггрегатов—кристаллитов, являющихся затравкой. Аминокислотные ионы прикладываются своими боковыми сродствами к тем пунктам уже существующих молекул, где находятся соответствующие аминокислоты, совершенно так же, как ионы Na и Cl, рассеянные в водном растворе, складываются в определенную решетку вокруг кристаллика поваренной соли.

Рис. 16. Схема молекулы гептакайдекапептида.



Если действительно ассимиляция сводится к кристаллизации, то отсюда вытекает, что белковые молекулы разделяют с организмами одно в высшей степени важное свойство, которое до сих пор считалось отличительным свойством живых организмов. Много понадобилось времени, чтобы установить, что организм возникает только от другого организма из яйца:

«Omne vivum ex ovo», «Omnis cellula ex cellula», «Omnis nucleus ex nucleo»

Теперь мы можем прибавить еще один новый тезис: каждая белковая молекула возникает в природе из белковой молекулы путем кристаллизации вокруг нее из находящихся в растворе аминокислот и других белковых обломков:

«Omnis molecula ex molecula»

Значит, размножение не есть исключительное свойство живых организмов, но является наиболее вероятным способом возникновения в природе всех сложных векториальных систем. Ничего специфически жизненного здесь нет, так как ориентация процесса кристаллизации пересыщенных растворов в определенном направлении путем затравки кристалликами определенной формы есть явление, хорошо известное кристаллографам. Так, та или иная модификация кристаллической серы возникает из пересыщенного раствора в зависимости от того, какого рода кристаллик серы брошен в раствор в виде затравки.

На схеме, изображенной на рис. 16, модель молекулы гептакайдекапептида упрощена в том отношении, что все входящие в ее состав атомы изображены на плоскости, а на самом деле они, конечно, расположены в трехмерном пространстве. В основе своей такая молекула подобно молекуле воды является также диполем. Вероятно, две крайних аминокислоты ее ионизированы, и на одном конце ее со свободной аминогруппой отделен ион H, а на другом со свободной карбоксильной группой—ион OH. Соответственно этому на концах нити расположены главные положительный и отрицательный полюсы. Во всех боковых ветвях размещены разнообразные побочные полюсы. Векториальные свойства такой молекулы очень сложны, и число осей симметрии огромно. Трудно представить себе ту кристаллическую решетку, по которой атомы этих молекул располагаются при кристаллизации. Вероятно, элементарными кристалликами являются продольные пучки этих длинных молекул. Но в кристалликах гептакайдекапептида значительная часть узлов кристаллической решетки должна быть, конечно, заполнена H- и OH-атомами гидратационной воды, и при участии разного количества гидратационной воды форма кристалликов может быть различной. При известных размерах и при

определенной гидратации поверхностные свойства кладут, вероятно, предел росту элементарного кристаллика, состоящего из определенного пучка молекул. Получается мицелла—элементарная дисперсная частица гидросола гептакайдекапептида, по своим размерам близкая к размерам мицеллы клетчатки, определяемым опытным путем. При процессе ассимиляции мицелла еще может расти некоторое время в толщину путем наложения новых длинных молекул, но когда она увеличивается вдвое против нормы, легко представить себе, что она должна распасться надвое под влиянием капиллярных сил.

Таким образом, мицеллы гептакайдекапептида—пучки длинных молекул—растут и размножаются путем продольного расщепления. Это, конечно, чисто физический процесс, однако очень похожий на размножение путем деления клеточных органоидов—хромосом, центросом, хондриосом и пр. Весьма вероятно, что мы имеем здесь дело не с простой аналогией, но самые действующие факторы—капиллярные силы—в обоих случаях тождественны.

Изложенная здесь гипотеза о связи между синтезом молекул полипептида и кристаллизацией (ассимиляцией) вокруг уже сложившихся молекул допускает экспериментальную проверку. Следует приготовить обычными современными сложными синтетическими методами два, по возможности, сложных определенных полипептида и постараться подыскать такие физико-химические условия, в которых из одного и того же раствора аминокислот выпадают соответствующие кристаллики в зависимости от того, какой из готовых полипептидов мы возьмем в виде затравки.

Кроме ассимиляции, имеется, как мне кажется, еще одна группа биологических явлений, которая может найти свое объяснение в кристаллической природе коллоидальных частиц белковых тел: это явления иммунитета, образование противутел. Если мы введем в кровь какого-нибудь организма чужеродный белок (антиген), то через некоторое время в этом организме образуются специфические противутела, повидимому, белкового характера которые могут вступать в те или иные реакции с тем же самым, но не каким-либо другим антигеном. При соединении антигена с противутелом происходит иногда в зависимости от условий реакции образование осадка (преципитация), иногда же частицы, содержащие антиген (бактерии, эритроциты), склеиваются или растворяются. Но всегда при этих реакциях иммунитета наблюдается строго специфическое соотношение между антигеном и противутелом. Эта специфичность позволяет заключить, что оба рода иммунных тел, имеющих, повидимому, коллоидальную природу, принадлежат к очень сложным химическим веществам белкового характера.



Весьма вероятно, что по большинству особенностей своей молекулярной структуры они тождественны между собой; отсюда их специфическое соотношение друг с другом. Но в одном каком-то пункте молекулы антигена и противутела отличаются друг от друга. Молекулы антигена и противутела могут, очевидно, соединяться между собой в более или менее определенных соотношениях. Но такое соединение, повидимому, не есть прочное химическое соединение, так как при известных условиях антиген и противутела часто снова могут быть разъединены. Это скорее явление, близкое к адсорбции.

Всего проще было бы принять, что в этих явлениях мы также, как при ассимиляции, имеем дело с процессом кристаллизации мицелл. Чтобы вызвать в организме образование противутела, вводимый антиген должен быть непременно чужеродным белком, т. е. по строению своей молекулы он должен отличаться от строения белковых молекул, входящих в состав организма. Так как различные антигены и противутела встречаются даже у разных индивидуумов того же вида (изогемоагглютинация у человека), то отличие должно касаться лишь немногих пунктов молекулярной структуры—вернее всего, только одного какого-нибудь полипептидного или иного радикала, который, находясь налицо в антигене, представлен в противутеле другим радикалом, близким, но не идентичным. Когда молекула или мицелла такого антигена попадает в организм, где есть налицо большинство ядер того же белка, но с заменой одного радикала другим, сходным, то вокруг нее начинается процесс кристаллизации. Получается комплексный кристаллик того типа, который в минералогии носит название сращения разнородных кристаллов (например, ставролит и цианит, ортоклаз и плагиоклаз и т. д.). При дальнейшем росте таких кристалликов выше нормальных размеров мицеллы отпадают мицеллы противутела, которые могут расти и размножаться далее в организме, пока имеется налицо соответствующий строительный материал: противутело образуется в организме в значительно большем количестве, чем количество введенного антигена. При введении новых порций антигена в организм, их молекулы (мицеллы) соединяются с имеющимися в избытке молекулами или мицеллами противутел, и организм оказывается иммунным. Но если повторить инъекцию антигена через короткое время после введения первой порции, когда находившийся ранее в организме строительный материал уже израсходован на образование сращенных кристалликов антиген-противутела, а новый материал еще не накопился, то получается явление анафилаксии повышенной чувствительности к вводимому антигену.

Само собою разумеется, что развитое здесь воззрение на явление иммунитета, как на своеобразный процесс кристаллизации

белковых мицелл, не более, как гипотеза. Однако и эта гипотеза может быть проверена опытным путем, если мы научимся из концентрированных растворов аминокислот и других продуктов распада определенных белков воспроизводить кристаллики этих белков in vitro путем затравки уже готовыми белками. При тех же условиях при затравке близкими, но несколько отличающимися по своему составу (чужеродными) белками, in vitro можно ожидать синтеза противутел.

Большая и длинная молекула гептакайдекапептида представляется нам, однако, только обломком по сравнению с более сложными настоящими белками. Для евглобулинов кровяной сыворотки Адэр (Adair, 1926) дает молекулярный вес 174 000, для казеина, по Кону и Конану (Cohn and Conant, 1926) молекулярный вес определен в 192 000. Выше уже было указано, что эти цифры может быть преувеличены и относятся не к молекулам белка, а к гидратизированным мицеллам; но и вводя соответствующие поправки, оба последних автора приходят к заключению, что молекулярный вес белка цеина не может быть ниже 10 000, т. е. в 5 раз больше, чем молекулярный вес гептакайдекапептида.

Если мы допустим, что рост молекулы совершается в длину, путем нарастания ряда аминокислотных групп, то длина молекулы цеина окажется уже 0,05μ, а казеина по крайней мере— вдвое больше: 0,1μ. Мы подходим уже к микроскопическим величинам молекул, и при допущении, что протеиды, входящие в состав хромосомных структур, имеют аминокислотную цепь в 10 раз большую, чем казеин, и молекулярный вес их действительно составляет 200 000, мы получим длину такой молекулы, измеряющуюся уже микронами. Значит, возможным оказывается предположить, что хромосомы в своей основе представляют молекулу или пучки молекул[1].

Ровно тридцать пять лет назад на Съезде русских естествоиспытателей и врачей в январе 1893 года профессор химии Колли выступил с программной речью, в которой на основании первых определений молекулярного веса белков решился высказать гипотезу, что в мельчайших клетках—в головках спермиев—может заключаться лишь очень небольшое количество белковых молекул. Доклад проф. Колли вызвал у нас, биологов, решительный протест. В то время уже укрепилось представление о клетке и тем более о сперматозоиде, как о чрез-

[1] Я опубликовал эту гипотезу в своей статье «Биология» в Большой советской энциклопедии и упомянул о ней в своей беседе с проф. Пришибрамом весною этого года. Оказалось, что он совершенно независимо пришел к тому же выводу и сделал сходное вычисление, опубликовав его почти одновременно в последней тетради 43 тома Zeitschrift für ind. Abst. und Vererbungslehre.



вычайно сложном организме, тогда как, с другой стороны, молекулу представляли аморфным телом и даже отрицали вместе с В. Оствальдом реальность ее самостоятельного существования. В настоящее время организация клетки рисуется нам не менее сложной, чем 35 лет назад, но совершенно изменились наши взгляды на молекулу. Мы уже легко можем представить себе, что все бесчисленные свойства, которые каждый человек получает по наследству от своего отца, заключаются в 24 различных хромосомных молекулах, находящихся в головке спермиев. Общая длина этих 24 молекул-хромосом измеряется десятками микронов, и они должны заключить в себе многие сотни полипептидных радикалов и многие тысячи аминокислотных ядер. Число возможных изомеров для таких молекул—сантильоны, сложность и разнообразие их векториальных свойств по разным направлениям не уступают сложности наиболее сложных физиологических свойств, которые мы наблюдаем у человека. Мы еще не знаем тех сил, которые направляют развитие из яйца человеческого зародыша. Но мы можем допустить, что каждая стадия развития определяется переходной формой выражения векториальных свойств 24 пар различных столь сложно построенных молекул-хромосом. И если мы сводим всю психическую познавательную деятельность человека к сложнейшей архитектонике нервной системы, то огромная сложность этой архитектоники и великое разнообразие психических проявлений не кажутся нам более поразительными, чем сложность структуры хромосомных молекул человека и бесконечное разнообразие их векториальных свойств по разным направлениям.

Рис. 17 изображает схему хромосомы, как я себе представляю ее структуру. По моему мнению, хроматин не является основной структурной частью хромосомы; хроматин это—коллоидальный раствор-сол с ясно выраженными свойствами жидкого аггрегатного состояния. По своим химическим свойствам, как и по отношению к краскам, хроматины всех животных и растений, вероятно, довольно сходны, как сходны хлорофиллы зеленых растений. Весьма вероятно, что коллоидальные частицы хроматинового раствора—молекулы и кристаллики разнообразных аминокислот, полипептидов и примитивных белков с большой примесью нуклеиновой кислоты. Во время покоя ядра хроматин стекает в капли, расходящиеся по ядру, и в значительной степени исчезает, может выходить в протоплазму клеточного тела, а во время митоза обливает ахроматиновые скелеты хромосом. Именно эти последние и представляются мне сложными, по большей части длинными белковыми молекулами или пучками таких молекул. Вслед за Бовери и вместе с генетиками моргановской школы я считаю, что хромосомы, точнее их скелетные

некрасящиеся нити, представленные молекулами или пучками молекул, не могут при каждом успокоении ядра рассыпаться на отдельные части и снова собираться в прежнем порядке, как того требует маневрирная гипотеза Фика. Белковая молекула, состоящая из сотен аминокислотных или полипептидных ядер, слишком велика, допускает сантильоны комбинативных изомеров. Вероятность того, чтобы распавшиеся обломки снова сложились в прежнем порядке, не превышает вероятности того, что рассыпанный на цифры набор таблицы умножения сам случайно соберется в прежнем виде. Но раз в течение всего ядерного цикла сохраняются неизменными пучки хромосомных молекул—тонкие ахромативные нити,—процесс ассимиляции этих молекул из аминокислот, находящихся в окружающем их хроматиновом растворе, и процесс дальнейшего расщепления их представляет лишь частный случай формулированного ранее закона:

«Omnis molecula ex molecula»

Что хромосомы состоят действительно из скелетных нитей и хромативного сола, доказывается по-моему новейшими исследованиями структуры живых хромосом. Некоторые микроскописты считают ядра «оптически пустыми»; нет ничего удивительного, что в общем весьма несовершенный метод микроскопического изучения в затемненном поле оказывается и здесь несостоятельным. По моему представлению ширина хромосомной молекулы может быть около 0,001 μ, стало быть не улавливается ультрамикроскопом. Но Сакамура видел в затемненном поле спиральные нити во многих живых растительных хромосомах, очень ясно выраженные и на фиксированных препаратах. П. И. Живаго работает в Институте экспериментальной биологии над структурами живых покоящихся ядер, и ряд изготовленных им микрофотографий убедительно доказывает наличность хромосомных ахромативных нитей и на стадии покоя в живом ядре.

Если мы признаем, что самой существенной частью хромосомы являются длинные белковые молекулы, состоящие из нескольких десятков или сотен атомных групп радикалов, то моргановское представление о хромосоме, как о линейном ряде генов, получит ясную конкретную основу. Радикалы хромосомной молекулы—гены—занимают в ней совершенно определенное место, и малейшие химические изменения в этих радикалах, например, отрыв тех или иных атомов и замена их другими (замена водорода метилом), должны являться источником новых мутаций. Нет ничего удивительного в том, что до сих пор мы знаем только один источник таких химических изменений—действие рентгеновских лучей в блестящих экспе-



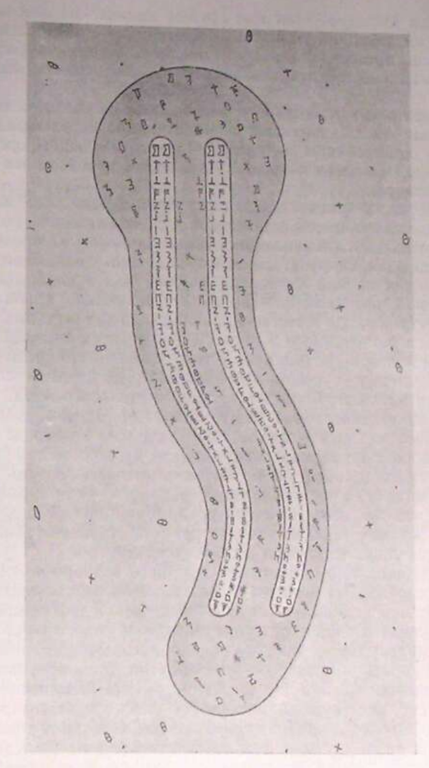


Рис. 17. Схема хромосомы.

В середине две светлых скелетных нити, представляющих собою пучки длинных молекул,—две мицеллы. Значки, из которых состоят хромосомные молекулы, соответствуют белковым радикалам и в то же время генам. Обе скелетных нити представлены облитыми раствором хроматина, который кроме нуклеиновой кислоты содержит все радикалы, входящие в состав хромосомных молекул. В ядерном соке показаны вокруг хромосомы немногие отдельные радикалы хромосомных молекул и мелкие частицы, являющиеся продуктами распада их.

риментах Мёллера,—так как грубые химические или механические воздействия, от которых клетка и, в особенности ядро, защищены превосходно, должны в первую очередь навсегда разрушить цельность этих сложнейших из всех существующих молекул.

Морфа всех организмов и векториальные свойства всех их составных частей вытекают в конце концов из векториальных свойств хромосомных молекул. Процесс эволюции органического мира сводится к процессу эволюции хромосомных белковых молекул.

Конечно, в основе процесса эволюции белковых молекул наблюдается некоторая закономерность, в том смысле, как ортогенез наблюдается в эволюции атомов или молекул предельных углеводородов, спиртов, жиров и т. д. И если у одного вида млекопитающих замена метиловой группы ионов водорода в определенной аминокислоте вызывает, положим, альбинотическую мутацию, то естественно, что такая же мутация может появиться независимо и в параллельных рядах близких видов, может и повторно возникнуть у того же вида. Но среди атомов нам известен уже почти непрерывный ряд, начиная с одного и кончая 92 электронами вокруг положительного ядра, а также и ряды углеводородов почти заполнены. Однако, если бы из 92 химических элементов было осуществлено в природе только 9, то никакой закономерности, никакой периодической системы элементов мы не были бы в состоянии открыть. А ведь хромосомные молекулы настолько сложны, допуская сантильоны изомеров, что из всех возможных комбинаций до сих пор в течение жалких 1 000 миллионов лет существования земли осуществлена лишь ничтожно малая часть их.

Без дарвинова принципа естественного подбора и отметания неприспособленных фенотипов белковые молекулы находились бы до сих пор в самом начале своей эволюции и диференцировки. Уничтожение в борьбе за существование каждого рода хромосомных молекул, т. е. каждого вида животных и растений в роде морской коровы или зубра,—безвозвратно, так как вероятность нового возникновения такой же молекулы бесконечно мала. А вместе с исчезнувшей молекулой уносятся безвозвратно и квадрильоны комбинаций, которые согласно законам номогенеза могли бы возникнуть в дальнейшей эволюции. Естественный отбор, руководящий эволюцией хромосомных молекул, имеет перед собой такой огромный выбор, какого не знает неорганическая природа. Для нас, верящих в неизменность закона постоянства энергии, термин «творить» может иметь только одно значение: из многих комбинаций выбирать только одну. Поэтому я считаю, что мы и теперь, как 50 лет назад, имеем право спокойно утверждать: «естественный отбор творит новые формы».

## II. ОБ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ ПОЛУЧЕНИИ МУТАЦИЙ[1]

### I

Когда естествоиспытатели, работающие в одной специальной области, периодически собираются на съезды, бывает очень полезным в начале каждого съезда остановиться на крупнейших достижениях объединяющей их науки за промежуточный между двумя съездами период. Но выполнить эту задачу не всегда бывает легко. Всего проще дело обстоит с достижениями в области практических применений науки и техники. Не надо быть специалистом, чтобы ясно представить себе успехи воздухоплавания, радио-передачи или кино за короткие промежутки времени. Встречаются такие же успехи и в области практического применения биологии. К наиболее ярким за последние два года принадлежит извлечение из мочи беременных женщин двух гормонов, обладающих исключительно мощным действием: пролана, в ничтожных количествах вызывающего через 100 часов после инъекции половую зрелость у 3-недельного мышонка, и овариального гормона, который немедленно вызывает течку у млекопитающих. Последний совсем недавно получен почти в чистом кристаллическом виде: небольшой щепотки этих кристалликов, извлеченных из многих тонн мочи, достаточно, чтобы вызвать реакцию у миллионов особей. Практическое значение этих открытий громадно, и мы еще много будем слышать о них в ближайшие годы. Но на съезде зоологов, анатомов и гистологов на этих достижениях физиологии не приходится долго останавливаться. Для нас более существенно выяснить, как изменились за последние годы основные установки теоретической зоологии. Можем ли мы в нашей области найти что-либо подобное тем грандиозным переворотам, которые из года в год происходят в соседней с биологией области—в теорети-

[1] Речь на торжественном заседании при открытии Всесоюзного съезда зоологов в Киеве 13 мая 1930. Напечатано в «Журнале экспериментальной биологии», том VI, вып. 4.

ческой физике? Физики, устраивая свои съезды ежегодно, могут быть уверены, что каждый раз они услышат на них новое по самым основным проблемам: о соотношении между материей и энергией, о структуре атома, о смысле физических законностей, о причинности. И к этим новым достижениям прислушиваются с величайшим вниманием естествоиспытатели всех специальностей и все образованные люди. Найдутся ли в области биологии за последние годы такие открытия, которые по своей теоретической значимости не уступают этим достижениям физиков? Мы знаем в истории биологии такие идеи, которые привлекали к себе всеобщее внимание и можно сказать переворачивали миросозерцание всего человечества. Вряд ли за всю историю человеческой мысли можно указать другую книгу, которая в столь же сильной мере повлияла на миросозерцание человечества, как книга Ч. Дарвина о происхождении видов. Но идея, передаваемая вульгарно четырьмя словами: «человек происходит от обезьяны», стала слишком обычной и не может больше волновать по крайней мере естествоиспытателя, а все дополнения и поправки к ней носят уже специальный характер. Выдвинуло ли наше поколение мысль, по своей значимости не уступающую дарвиновской, и можем ли мы в области нашей науки указать какое-нибудь крупное достижение за последние три года? Я полагаю, что можем.

## II

Не только мы, старики, но и более молодое поколение биологов пережили историю возникновения и постепенного развития идеи о том, что все наследственные особенности даже такого сложного организма, как человек, со всеми индивидуальными признаками его физической и психической конституции, заложены в 24 парах хромосом зиготы, давшей начало его развитию. Ведь еще совсем немного лет назад крупные биологи подсмеивались над теми, кто тратил даром время и свои глаза на фантастический счет хромосом, которым эти скептики склонны были не приписывать никакого значения. Да, счет хромосом труден, и тем не менее теперь мы с уверенностью подсчитали их даже у человека. Только что опубликованное исследование калифорнийского цитолога Герберта Иванса (H. Evans, 1929) подводит окончательные итоги этому подсчету и дает блестящее описание сложной истории x- и y-хромосом в процессе редукционного деления.

Немало интересных работ по хромосомам вышло за эти годы из нашего Института экспериментальной биологии. П. И. Живаго установил хромосомные комплексы для ряда домашних птиц, для баранов и козлов: комплексы козла и барана оказались резко различными, и это делает мало вероятной возможность гибридизации между двумя видами, хотя многие животноводы такую возможность склонны за последнее время допускать; разве только среди овец обнаружатся такие расы или особи, хромосомные комплексы которых приближаются к козлиным. Н. К. Беляев описал резко варьирующие хромосомные комплексы у нескольких десятков видов бабочек, а В. Вендровский построил эволюционный ряд хромосомных комплексов у пиявок. Несколько интересных работ по хромосомам дрозофилы опубликовано С. Л. Фроловой.



Вероятно, и теперь даже в этой аудитории найдутся скептики, которые не отказались еще от своих сомнений. Это показывает только, что идея действительно нова, разрушает крепкие старые представления, а привыкнуть к новому всегда трудно.

Правда, изучение генетики человека до сих пор еще развивается с величайшей медленностью. Но я вряд ли окажусь плохим пророком, если выскажу убеждение, что в самом скором времени, может быть даже к следующему всесоюзному съезду зоологов, анатомов и гистологов, мы будем в состоянии, давая обзор научных достижений, сообщить, в каком порядке расположены в x-хромосоме человека известные уже нам рецессивные гены гемофилии, дальтонизма, наследственной глаукомы и т. д. К достижениям истекшего трехлетия относится распределение по хромосомам более чем десятка генов у другого позвоночного — курицы, причем для пяти генов половой хромосомы на Центральной станции по генетике сельскохозяйственных животных удалось определить более или менее точно порядок их расположения в хромосоме.

В своей речи на прошлом съезде на тему о физико-химических основах морфологии я развил мысль, что в основе каждой хромосомы лежит молекула или мицеллярный пучок молекул, растущий подобно кристаллу путем наложения белковых, аминокислотных или иных ядер из окружающего хроматинового раствора и расщепляющийся надвое, когда достигнет определенной толщины. Это, конечно, только теоретическая посылка, только рабочая гипотеза; однако, уже теперь она может быть проверена экспериментально. Недавно этой гипотезой воспользовался С. С. Четвериков, чтобы объяснить своеобразное явление нечистоты гамет у дрозофилы. Здесь некоторые вновь возникающие мутации дают странные расщепления — 1 : 100 или даже в меньшей пропорции, и лишь медленно очищаются в ряде поколений. У вида Drosophila melanogaster такая нечистота гамет при первом возникновении мутации является, повидимому, редким исключением среди других мутаций, в которых гены во всем хромосомном пучке молекул изменяются сразу и аномальных нарушений правильной кри-

сталлизации почти не бывает. Американские генетики поэтому вовсе не обращают внимания на такие аномальные мутации: в их распоряжении достаточно мутаций, гаметы которых с момента изменения чисты. Но временная нечистота гамет в момент возникновения мутации сказывается особенно часто у другого вида дрозофилы—Drosophila funebris, как показали в своих работах Д. Д. Ромашов и Е. И. Балкашина (1930). Если мы допустим, что наследственные основы хромосом представлены пучками молекул, то это объяснит возможность временной нечистоты гамет: мутационное изменение может произойти лишь в одной молекуле из пучка, и в таком случае очищение гамет в ту или иную сторону произойдет лишь после ряда клеточных делений, после ряда поколений, а до тех пор новые мутации останутся незакрепленными и могут давать самые неожиданные расщепления.

Кто может сказать, к какому из типов—funebris или melanogaster—придется отнести человека и других позвоночных, когда удастся наблюдать у них мутации in statu nascendi?

Я считаю себя в праве утверждать, что хромосомная теория наследственности, разработанная трудами генетиков и цитологов, является самым крупным теоретическим достижением в биологии нашего времени. Она занимает то же место в биологии, как молекулярная теория в химии и теория атомных структур в физике. В свое время эволюционная теория вызвала бурный расцвет сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии второй половины XIX в. Биологическая мысль ближайших десятилетий будет развиваться несомненно под влиянием хромосомной теории наследственности как в области собственно генетики, так и в области механики развития.

## III

Во всяком случае, три последних года биологическая мысль была наиболее взволнована блестящим открытием Мёллера, показавшего, что можно получить огромное ускорение мутационного процесса, воздействуя на половые клетки дрозофилы рентгеновскими лучами. За этот короткий период между нашими двумя съездами появилось большое количество работ разных исследователей, подтверждающих и углубляющих открытия Мёллера. Воздействие рентгеновских лучей на возникновение мутаций теперь установлено не только для Drosophila melanogaster, но и для Drosophila funebris, для наездников, шелкопрядов[1], для табака, дурмана, ячменя, овса, пшеницы и многих

[1] В Институте экспериментальной биологии таким путем студентом Бобровым получена меланистическая мутация бабочки Orgya.



других растений. Я с удовольствием могу представить съезду редактированный мною последний выпуск «Успехов экспериментальной биологии», в которой напечатано десять статей, написанных в течение 1929 г. и посвященных вопросу об искусственном получении мутаций путем внешних экспериментальных воздействий.

Однако, хотя указанный выпуск «Успехов экспериментальной биологии» вышел только месяц назад, в нем не могли быть учтены все новейшие работы в этой области. За пять дней своего пребывания на Украине, в Одессе, и здесь, на съезде в Киеве, я узнал, что и украинские ученые много работают в этой области. Член нашего съезда Делоне опубликовал только что результаты своих экспериментов с рентгенизацией пшеницы; в широком масштабе ведутся эти опыты проф. Сапегиным в Одесском институте генетики и селекции. Пользуюсь случаем, чтобы принести правительству УССР через присутствующих здесь его представителей свое приветствие по поводу организации этого интересного, прекрасно оборудованного научно-исследовательского учреждения и пожелать Украинскому институту генетики и селекции дальнейших успехов широко задуманной проф. Сапегиным серии опытов по вызыванию мутаций рентгеновскими лучами у различных сельскохозяйственных растений.

Я надеюсь, что эти результаты не только дадут ценный научный материал по интересующему нас вопросу, но среди них окажутся и такие, которые будут иметь большое практическое значение.

Главная заслуга Мёллера заключается в том, что он разработал для Drosophila melanogaster оригинальную методику скрещиваний, при которой легко подсчитать количество летальных мутаций и таким образом подойти количественно к результатам воздействия внешними условиями и прежде всего рентгеновскими лучами. Эта точность результатов и вызвала взрыв внимания со стороны биологов, которые теперь с полной готовностью предпринимают обширные исследования, тратят время и средства в уверенности, что получат от рентгенизации определенные результаты. Но самая идея о том, что сильные воздействия, и в том числе рентгеновские лучи, могут оказывать влияние на появление мутаций, отнюдь не нова. Удивительно скорее то, что она оказалась совершенно неожиданной для многих биологов, которые были поражены открытием Мёллера. Кто мог до Мёллера принципиально отрицать возможность искусственного получения мутаций? Во-первых, лотсианцы, считавшие, что гены вообще неизменны и что изменчивость организмов определяется исключительно комбинацией генов при внутри- и вневидовых скрещиваниях. Очень многие и притом крупнейшие наши ботаники называли себя до послед-

него времени последователями Лотси. Но для зоолога, знакомого с новейшими исследованиями по дрозофиле, мудрено верить в неизменяемость генов. Однако и многие морганисты, пораженные закономерностью появления новых трансгенаций, были склонны приписывать их исключительно эндогенным причинам и относились отрицательно к возможности искусственного воздействия на мутационный процесс. Им казалось, как я отметил в одной своей статье 1915 г. («Природа»), что изменяемость генов подчинена таким же законам, как изменяемость атомов радия.

На самом деле, несмотря на это, открытие Мёллера с теоретической стороны было очень хорошо подготовлено. Оно вытекало из основной идеи хромосомного определения наследственности. Если гаметы передают все особенности своих хромосом зиготам, а через них гаметам длинного ряда последующих поколений, то естественно, что всякие изменения в структуре гамет должны сохраниться у всех последующих поколений, стать наследственными. Нельзя сомневаться в том, что по своему химическому составу хромосомы состоят из сложнейших органических соединений. Последние все обладают большей или меньшей лабильностью и могут более или менее легко реагировать на внешние воздействия, изменяться. Было бы необычайным, если бы хромосомы половых клеток оказались настолько стойкими по отношению к внешним воздействиям, что мы не смогли бы их изменить экспериментальным путем. Наоборот, с теоретической стороны затруднения здесь должны были бы представляться иного рода. Наши обычные методы химического и механического воздействия могли бы оказаться слишком грубыми, и заранее было естественно ожидать, что вызванные ими воздействия окажутся чересчур резкими и измененные таким путем гаметы окажутся неспособными развиваться, дать фенотипный организм и передать свои изменения следующим поколениям. С другой стороны, слабые воздействия факторами среды, которые встречаются в обычной жизненной обстановке организмов, должны по всей вероятности остаться недействительными, так как клеточное ядро обычно очень хорошо защищено от таких воздействий. Еще в 1916 г. в своей речи на торжественном заседании О-ва московского научного института я высказал мысль, что таким фактором следует избрать глубоко проникающие необычные в природе рентгеновские лучи. Я позволю себе привести одну фразу из этой моей речи: «Надо путем сильной встряски зачатковых клеток изменить их наследственную организацию и среди возникающих при этом разнообразных, большею частью, вероятно, уродливых, но наследственно стойких форм отобрать жизнеспособные и упрочить их существование тщательным отбором. И я верю, что нам уже недалеко



ждать того времени, когда человек властной волею будет создавать новые жизненные формы. Это самая существенная задача экспериментальной биологии, которую она уже теперь может ставить перед собою, не откладывая в далекое будущее».

Когда был учрежден Институт экспериментальной биологии, я немедленно осуществил попытку экспериментального получения мутаций под действием рентгеновских лучей. Я предложил молодому зоологу Д. Д. Ромашову рентгенизировать на разных стадиях дрозофил, а Н. Н. Гаевской—Artemia salina. К сожалению, в первые годы революции нам, отрезанным от сношений с другими странами, было очень трудно вести такую работу. О мутациях Drisophila melanogaster, уже основательно изученных в это время школой Моргана, мы знали только по книгам. Под Москвой можно было найти лишь другие виды и прежде всего Drosophila funebris, генетика которой до сих пор изучена далеко неполно и главным образом нашей московской школой. Остается до сих пор совершенно неразработанной и генетика Artemia salina. Поэтому вполне естественно, что когда нами были получены некоторые как будто и положительные результаты, мы были осторожны в их истолковании и не опубликовали их. Слишком очевидна была опасность неправильного истолкования результатов на материале, недостаточно проверенном генетически. Ошибки Камерера и других ламаркистов, которые работали не на чистых линиях, а на материале, не проверенном генетически, предостерегали от поспешных заключений. Поэтому дальнейшую разработку темы пришлось отложить до того времени, когда ее можно будет поставить правильно с методической стороны. В 1922 г. в Москву приезжал из Соединенных Штатов Мёллер, теперь большой друг нашей работы, и привез нам много культур различных геновариаций Drosophila melanogaster. С этого времени у нас началась усиленная глубокая разработка генетики разных видов Drosophila. Когда летом 1927 г. Мёллер опубликовал свою работу по искусственному вызыванию мутаций рентгеновскими лучами, мы были вполне подготовлены с теоретической стороны к восприятию новой идеи и достаточно вооружены опытом для немедленной проверки экспериментов Мёллера. Едва ли не первое подтверждение его результатов, по крайней мере на европейском континенте, было получено нашей московской школой. А. С. Серебровский получил такое же ускорение мутационного процесса под действием x-лучей у Drosophila melanogaster и вместе со своими учениками опубликовал интересную серию работ; с другой стороны, Тимофеевы-Ресовские, командированные из Москвы в Берлин, где они, можно сказать, создали генетическое отделение в Институте мозга проф. О. Фохта, получили такие же результаты также и на Drosophila funebris.

IV

За эти немногие последние годы биологи не только получили огромное количество новых мутаций под воздействием рентгеновских лучей и радия, но и выяснили в значительной степени способ их возникновения. Мы имеем все основания утверждать, что х-лучи и гамма-лучи радия действуют или непосредственно на хромосомы зачатковых клеток, в особенности в период митотического деления, или же вызывают ионизацию и бомбардировку электронами. В одних случаях бомбардировка лучами и электронами, величина которых соизмерима с тончайшими атомными группами внутри гигантских хромосомных молекул, не нарушая цельности самой молекулы, выбивает из нее мельчайшие группы атомов, или даже, может быть, отдельные атомы. В результате в этом ничтожном участке порядка атомных размеров возникает то или иное восстановление химического равновесия, которое ведет к образованию новой устойчивой молекулы, измененной по сравнению с прежней только в одном пункте: получается точечная мутация, отличающаяся от исходной одним только новым геном. Совершенно естественно, что в огромном большинстве случаев зачатковая клетка с такой измененной хромосомой оказывается настолько испорченной, что не в состоянии даже развиться в способную к оплодотворению гамету. В других случаях она развивается в гамету, которая входит при оплодотворении в состав зиготы, но эта зигота погибает на той или иной стадии развития: ген оказывается летальным. Огромная заслуга Мёллера заключается в том, что он предложил методы для точного и быстрого подсчета числа летальных генов у дрозофилы. Оказалось, что большинство обнаруживаемых вообще геновариаций в результате воздействия х-лучей принадлежит именно к летальным, нежизнеспособным. Наконец, некоторые из вызванных таким путем мутаций развиваются в мух, но стерильных. И только в небольшом проценте искусственно полученные точечные мутации оказываются вполне жизнеспособными и могут разводиться в культуре. Наблюдавшиеся в некоторых случаях ненормальности расщепления в первых поколениях до окончательной очистки новой геновариационной линии, как указано выше, могут найти объяснение в том, что здесь под влиянием х-лучей произошло изменение определенного пункта лишь в одной молекуле из мицеллярного пучка, лежащего в основе хромосомы.

Совершенно иного типа изменения получаются при воздействии х-лучей и радия на динамику митотического процесса. Этот сложнейший механизм может подвергаться воздействию как непосредственной бомбардировки рентгеновскими лучами и электронами, так, кроме того, и благодаря воздействию со стороны тех химических и физико-химических процессов, которые произошли в протоплазме клеточного тела в результате этой бомбардировки. Весьма вероятно, что ахроматиновые элементы митотической фигуры особенно чувствительны к таким изменениям. В результате возникших отступлений от нормального хода митотического процесса та или иная из четырех хромосом дрозофилы может разорваться на части. Возникшие кусочки могут совсем выпасть; или они прилепляются, иногда обернувшись к прежней хромосоме или к одной из соседних; при метакинезе две сестринских хромосомы могут сцепиться и перейти в одну из дочерних клеток, оставив другую опустошенной. Так возникают под действием х-лучей хромосомные аберрации, ряд блестящих примеров которых подробно анализирован в недавней совместной работе Мёллера и Пайнтера.



Русский перевод этой работы напечатан в «Успехах экспериментальной биологии». Мёллер производил генетический анализ мутаций дрозофилы под воздействием х-лучей, строил на основании этого анализа гипотезу о происшедших в хромосомном аппарате изменениях—фрагментациях, делениях, транслокациях и дупликациях; а Пайнтер, цитолог, которому наука обязана установлением точного числа хромосом у различных позвоночных, анализировал микроскопическую картину митозов. В ряде случаев удалось установить полное соответствие между гипотезой, построенной на основании генетического анализа, и фактической картиной наблюдаемых митозов.

Драматически звучит рассказ Мёллера и Пайнтера об одном эпизоде их совместной работы. Мёллер нашел в результате рентгенизации новую мутацию; но при дальнейшем генетическом анализе обнаружилось, что новый ген не связан ни с одной из четырех известных хромосомных групп генов и образует свою собственную пятую группу. «Это был случай кажущегося низвержения хромосомной теории, которого долго добивались некоторые из ее противников. Этот случай был передан цитологу—Пайнтеру, который показал через полчаса после изучения одного разреза, что разбиты хромосомы, а не хромосомная теория». В митозе была обнаружена очень маленькая лишняя «пятая» хромосома, очевидно маленький до сих пор необследованный генетически осколок какой-то другой разбитой хромосомы, в котором и произошла новая точечная мутация.

V

Теория происхождения точечных и хромосомных мутаций в результате облучения дала прочную опору эмпирическим данным. В настоящее время нет, кажется, такого местечка на земном шаре, где одновременно находились бы рентгеновский

аппарат и биолог-генетик и в то же время не производились бы опыты с вызыванием мутаций рентгеновскими лучами на том или ином живом организме. Это увлечение в некоторых отношениях может оказаться даже опасным. Уже раздаются голоса, утверждающие, что х-лучи—единственная причина наследственной изменчивости во всем органическом мире. Как известно, х-лучи почти тождественны с гамма-лучами радиоактивных веществ, достаточно широко распространенных на земной поверхности. Не являются ли гамма-лучи, может быть, совместно с космическими лучами Милликена источником всей изменчивости, а стало быть и всей эволюции органического мира?

Редакция «Journal of Heredity», публикуя выпуск, посвященный статьям по этой проблеме, большая часть которых переведена в нашем выпуске «Успехов экспериментальной биологии», предпослала им предисловие, развивающее именно эту точку зрения. Я не счел нужным переводить это предисловие, хотя уже позднее были опубликованы дополнительные экспериментальные данные, показывающие, что частота мутаций в природе зависит как будто от наличия гамма-лучей. Близ Сан-Франциско есть туннель, в котором излучение радиоактивных скал вдвое выше, чем в почве на полях недалеко от Калифорнийского университета. Бэбкок и Коллинс поставили параллельные опыты с дрозофилой в туннеле и в почве недалеко от Университета; обнаружилось, что в первом случае возникло за определенный промежуток времени вдвое больше мутаций, чем во втором. Такого результата, конечно, и надо было ожидать на основании непосредственных лабораторных результатов, но это во всяком случае еще не доказательство того, что лучи являются единственной причиной изменчивости в природе.

Если правильны наши теоретические соображения о том, что причиной мутаций является или частичное точечное изменение хромосом или некоторые нарушения общего хромосомного комплекса, то нет оснований отрицать возможности получения мутаций иными путями, кроме х-лучей. Мы знаем, что нормальная жизнь клеток и в частности митотические деления протекают без резких нарушений лишь в ограниченных пределах температурных колебаний. Когда температура поднимается выше этих пределов, скорость разных химических и физико-химических процессов в клетке изменяется в различной степени и вместо прежней нормальной координации их возникает беспорядок. Так, в опытах П. А. Косминского, работающего в нашем Московском институте, в результате воздействия температуры в зачатковых железах непарного шелкопряда обнаружены митозы с тетраплоидным числом хромосом и с промежуточными числами между диплоидами и тетраплоидами. Естественно возникла мысль об экспериментальном вызывании мутаций путем



повышения температуры. Р. Гольдшмидт провел этот эксперимент год назад на Dr. melanogaster.

Гольдшмидт решил повлиять длительно на развивающихся личинок мух такими температурами, которые лежат на пороге смертельных, и остановился на 12-часовом воздействии температуры в 36—37°. Различные культуры оказались в разной степени чувствительными к этому воздействию: в одних случаях почти все мухи погибали, в других—почти все выживали, но среди последних больший или меньший процент, а иногда даже все—оказывались стерильными. Изучение потомства этих мух обнаружило в некоторых случаях необычайный взрыв мутаций, превосходящий по словам Гольдшмидта взрыв мутаций от действия х-лучей. Точных цифровых данных для сравнения автор, правда, не дает, и самой многочисленной категории летальных генов вовсе не касается. Но в его опытах обнаруживается любопытное явление: некоторые мутации появляются независимо друг от друга в разных линиях целыми пачками. В особенности поразительны результаты размножения одной пары, среди 397 особей первого дочернего поколения которой появилось 47 мутаций пяти разных типов; замечательно также появление в разных сериях такой редкой мутации, как aristopedia, которая за все время двадцатилетнего изучения дрозофилы до опыта Гольдшмидта возникла только один раз в Москве и была нами тщательно изучена. Это одновременное появление одинаковых, иногда очень редких мутаций в результате воздействия высокой температуры является исключительно интересной особенностью опыта Гольдшмидта и резко отличает его от опытов Мёллера с х-лучами. Последние действуют на гены, повидимому, без всякого выбора; распределение вызванных этим автором мутированных генов по хромосомам таково же, как распределение генов, возникающих мутационно в лаборатории и в природе без прямого воздействия, а в опытах Гольдшмидта действие высокой температуры оказывает как будто специфическое влияние на определенные гены.

Следует впрочем сделать одну оговорку относительно работы Гольдшмидта. Она была опубликована летом прошлого года. Ее сенсационный характер без сомнения заинтересовал всех работников, изучающих дрозофилу, и я не сомневаюсь, что в десятках лабораторий эти опыты были повторены. Но до сих пор не опубликовано, насколько мне известно, ни одной работы о результатах этой проверки, несмотря на кажущуюся простоту эксперимента. Мне известно, что в Москве опыт Гольдшмидта повторен в трех лабораториях; в двух случаях результаты получились отрицательные, и дальнейшие опыты были, кажется, оставлены; и только в моей лаборатории П. Ф. Рокицкий получил, повидимому, подтверждение эксперимента Гольдшмидта,

хотя и не в такой яркой форме. Об этой работе будет сделан особый доклад в секции. Здесь достаточно указать, что нам пришлось несколько изменить методику Гольдшмидта, применив более длительное воздействие более высокой температуры. Возможно, что иные условия кормления, а может быть и другие линии дрозофил требуют иного температурного воздействия. Во всяком случае возникло несколько новых мутаций и каждая не в одиночку, а одновременно в разных сериях. Это как будто подтверждает некоторую специфичность температурного воздействия; однако, ни одной из полученных Гольдшмидтом мутаций в наших опытах не повторилось. Можно выставить гипотезу, что генотипическая среда каждой линии Drosophila определяет предрасположение к особым специфическим реакциям на температуру. Конечно, необходимы дальнейшие тщательные проверочные опыты.

## VI

Кроме х-лучей и температуры, естественно ожидалось прямое воздействие на хромосомный аппарат со стороны различных химических агентов. У нас имеются прямые указания на то, что некоторые вещества, напр. наркотики (хлоралгидрат), вызывают нарушения митотического процесса в растительных клетках, ведут к возникновению полиплоидных митозов и т. п.

Были попытки вызвать таким химическим путем мутации и у различных животных. Напомню о работе Стоккарда и Папаниколау, которые опьяняли морских свинок и получали от них уродливое потомство—слепых и с деформированными конечностями. К сожалению, морские свинки—плохой объект для таких исследований, так как редко можно быть уверенным в том, что гены подобных уродств не были скрыты в нормальных родителях до экспериментального воздействия. Агнеса Блюм поставила в широком масштабе подобные опыты с опьянением мышей и не получила уродов в их потомстве, обнаружив лишь нарушения в распределении полов. Т. Морган подвергал дрозофил воздействию разными наркотиками еще в 1914 г. и также получил отрицательные результаты. Столь же безрезультатными оказались опыты мисс Манн, пытавшейся повлиять на хромосомы различными минеральными ядами, алкоголями и пр. Ничего не получил от химического воздействия и Мёллер в прошлом году. Т. Морган в только что вышедшей апрельской книжке «American Naturalist» описывает свои любопытные опыты с выжиганием глаз у взрослых дрозофил. Разрушенный при этом глазной пигмент усваивается организмом и окрашивает внутренние органы, мальпигиевы сосуды, половые железы. Экспериментатор ожидал, что в результате может получиться изменение



митозов и ускорение мутационного процесса. Однако число видимых и летальных мутаций среди двух десятков тысяч потомков таких оперированных мух не отличалось от числа мутаций среди такого же количества особей контрольной серии. Из всех этих опытов, однако, еще не следует, что не могут быть найдены другие методы химических воздействий, которые дадут положительные результаты.

С теоретической стороны совсем не так просто довести химический реактив до ядер зачатковых клеток, ибо каждый организм превосходно защищает себя от подобного проникновения. Организм погибает обычно раньше, чем вредные химические реагенты дойдут до его зачатковых клеток, а в особенности до их ядер. А если ядовитое вещество проникнет до ядер, то оно скорее всего разрушит хромосомы, а не ограничится незначительным изменением. Чтобы получить положительные результаты, надо применять химические реагенты в таком количестве, чтобы от действия их погибал большой процент опытных организмов, а из оставшихся часть оказывалась стерильной. Было бы неправильно приступить к таким опытам на объектах, плохо изученных генетически и трудных для анализа. Опыт ламаркистов убедил нас в том, что недостаточно обдуманный выбор объектов и неправильная методика приводят нередко к самым грубым ошибкам, и здесь их необходимо избежать. В Институте экспериментальной биологии за последний год начаты опыты искусственного получения мутаций путем химических воздействий на Dr. melanogaster с теми линиями мух, от которых можно ожидать самого точного количественного учета; но опыты эти еще не настолько продвинулись вперед, чтобы о результатах их можно было сообщить.

## VII

Почему мы стремимся отыскивать новые, по возможности разнообразные методы искусственного получения новых мутаций, не довольствуясь методом воздействия рентгеновскими лучами, который уже дал такие превосходные результаты? Если искусственное получение мутаций имеет своею целью исключительно ускорение мутационного процесса и быстрое накопление новых мутаций для генетического анализа, как это утверждают некоторые авторы, то, пожалуй, не стоит искать новых методов. Я думаю, однако, что это не так.

Искусственное получение мутаций есть не только метод—это проблема. Вопрос о том, как возникают новые мутации, еще далеко не разрешен, а для понимания эволюции органического мира нам важно разрешить его до конца. Неужели в самом деле гамма-лучи и космические лучи единственная причина

изменчивости и всей эволюции? Беспорядочная бомбардировка хромосомных молекул лучами или электронами всегда должна носить чисто случайный характер, и при ограниченном количестве гамет у организма мало оснований ожидать, что в двух одинаковых зданиях случайной пулей будут выбиты кирпичи, занимающие одинаковое положение. А между тем, одни и те же мутации возникают в опытах повторно—белоглазки у Dr. melanogaster в одном случае на 100 000 гамет. Конечно, мы имеем все основания говорить о «предрасположениях» хромосом к определенным наиболее частым мутациям; ведь во многих органических молекулах замена одного определенного атома водорода этилом или хлором происходит значительно чаще, чем другого; значит и в химических молекулах есть своего рода предрасположение. Это «предрасположение», сводящееся, очевидно, к молекулярной структуре хромосом, является, конечно, очень важным эндогенным фактором изменчивости, действительно определяющим направление эволюции, между тем как бомбардировка икс-лучами и радием, как экзогенный фактор, только ускоряет мутационный процесс в определенном направлении. Ведь при отсутствии хлора никакая бомбардировка органической молекулы не может привести к замене атома водорода хлором. А подобного рода замены в хромосомных молекулах при мутациях весьма вероятны. Одновременное появление большого числа редчайшей геновариации aristopedia в температурных опытах Гольдшмидта является примером определенно направленного мутационного процесса под влиянием определенного фактора. Очень важно найти и другие факторы, которые имеют такое же определенное влияние на мутационный процесс. Ведь если бы при проверке или повторении опыта Гольдшмидта в другом месте тоже возникли aristopedia, то мы торжествовали бы величайшую победу: мы утверждали бы, что научились не только ускорять мутационный процесс, но также—и это гораздо важнее—искусственно получать определенные мутации по нашему заданию. Вот почему мы стремимся найти разнообразные способы искусственного воздействия на хромосомы.

Можно поставить себе другую, более простую и более определенную задачу: найти способ удваивать число хромосом в гаметах, чтобы получать тетраплоидные мутации. Для отдельных растительных клеток такие способы уже предложены—напр. влияние температуры, хлоралгидрата (опыты Герасимова, Веттштейна, Кожухова, Винклера, Иоргенса и др.). Надо суметь применить их к гаметам и к вызыванию мутаций, что уже отчасти удавалось указанным выше ботаникам. Тетраплоиды обычно жизнеспособны, нередко отличаются своей большой величиной. Может быть было бы и практически полезно создать тетраплоидную курицу, корову. Это—задача, над которой стоит поработать, и притом не только с точки зрения теоретической науки.



Пятнадцать лет назад я выступил с смелым пророчеством. Я выражал уверенность, что «нам уже не долго ждать до того времени, когда человек властной волей будет создавать новые жизненные формы». Мое пророчество оказалось удачным, совершилось может быть раньше, чем я рассчитывал. Это дает мне смелость развить дальше свое пророчество и высказать надежду, что нам удастся еще более овладеть мутационным процессом и по крайней мере в некоторых случаях направлять изменчивость в одном определенном, желательном для нас направлении.

# III. ПРОБЛЕМА ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ[1]

## 1. Постановка проблемы

Задолго до установления эволюционной теории в биологической науке укрепилось воззрение, что живые организмы связаны между собой определенной лестницей от нижних ступенек, на которых помещаются наиболее простые, «низшие» организмы, до верхних, занятых «высшими» животными, кончая человеком. Мы встречаемся с этим взглядом уже на первых шагах человеческой культуры, когда еще нельзя было говорить о существовании какой-либо науки. Эти древние наивные сказания разных религий служат наглядным свидетельством того, что даже первобытному человеку свойственно расценивать высоту организации растений и животных, различать между ними «высшие» и «низшие» и делать отсюда вывод о «прогрессивной эволюции». Такая обывательская точка зрения не могла не оказать влияния на умы ученых биологов, а тем более тех, которые находились под религиозным давлением библии. Конечно, ученейший анатом додарвиновского периода Оуэн строит свою классификацию позвоночных животных на гораздо более солидных сравнительно-анатомических основаниях, чем библия. Но он дает тот же самый ряд прогрессивно развивающихся типов позвоночных: рыбы—гады—птицы—звери—человек. Он не говорит уже о днях творения, но об идеальном изменении сложившегося у «Творца» основного плана строения скелета—«Архитипа»,—который прогрессивно осложнялся и диференцировался по мере перехода от одного творческого акта к другому.

Дарвинова теория эволюции путем естественного отбора наиболее приспособленных совершенно порывает с библией и творческими актами. Но на первый взгляд кажется, что она еще более закрепляет ходячее представление о прогрессивном ходе эволюции и дает ему более конкретное содержание.

[1] Напечатано в «Биологическом журнале», том 2, вып. 4—5, 1933.

оп. 475 - 560



Вместо мифической истории последовательных актов творения она вводит вполне реальную последовательность исторического хода эволюции; вместо трудно поддающегося определению «совершенства организации»—также с первого взгляда кажущееся более реальным понятие о приспособлении организма к внешним условиям.

Наконец, развитие палеонтологии, повидимому, непосредственно доказывает прогрессивный ход эволюционного процесса. В древнейших геологических отложениях мы находим только беспозвоночных, которые с обывательской точки зрения кажутся нам «низшими» животными. Первыми среди позвоночных появляются простейшие хрящевые рыбы, позднее ганоиды и костистые рыбы, наконец, амфибии и достигающие в мезозойскую эру наиболее высокого развития рептилии. Еще позднее появляются два «наиболее высоко развитых» класса: птицы и млекопитающие, наибольшее процветание которых относится, очевидно, уже к третичной эре. Наконец, как «самая высшая» форма среди животных появляется человек—наиболее характерный организм для современной эпохи.

Научная ботаническая классификация до сих пор подразделяет растения на две основных группы: низшие и высшие; в древних геологических отложениях последние еще не встречаются.

Таким образом, прогрессивный ход эволюции как будто вне сомнения подтверждается точными данными. О нем говорят и сам Дарвин и в особенности Спенсер и почти все эволюционисты последующего периода, как популяризаторы вроде Бельше, написавшего книгу «От амебы до человека», так и виднейшие современные ученые-биологи, напр. А. Н. Северцов.

И все-таки учение о «прогрессивном» ходе эволюции может вызвать сомнения у биолога. Понятия «высший» и «низший» представляют человеческую оценку, и надо точно определить объективные критерии этой оценки. Недостаточно установить общий факт некоторого «прогресса» в ходе исторической эволюции, необходимо детально проследить, как часто наряду с такими прогрессивными изменениями в пределах каждой группы организмов возникали явления обратного порядка—регрессивные. А главное надо выяснить, откуда может возникнуть определенная прогрессивная направленность эволюционного процесса и почему противоречие со вторым законом термодинамики, гласящим, что физические процессы в природе направлены в сторону энтропии, т. е. упрощения сложного, в сторону регресса, а не прогресса, на самом деле является только кажущимся.

## 2. Эволюция атома

Для выяснения понятия прогрессивной эволюции мы можем как простейший случай взять систему, бесконечно более простую, чем мир живых организмов,—систему химических элементов. В настоящее время нам известно около сотни химических элементов, которые прекрасно укладываются в логически построенную менделеевскую систему элементов. Согласно современным воззрениям на структуру атома мы можем расположить эти элементы в один непрерывный ряд, начинающийся с атома водорода, в котором вокруг протона движется единственный отрицательный электрон, и кончая атомом урана, состоящим из положительного ядра и 92 электронов. Таким образом, каждый член этой стройной эволюционной системы характеризуется определенным числом электронов, вращающихся вокруг ядра. И поскольку ряд чисел от 1 до 92 мы называем прогрессивным, лестница элементов нам рисуется поднимающейся снизу вверх, и никаких сомнений в том, какой элемент поместить на этой лестнице выше или ниже другого, у нас не может возникнуть. Единственное осложнение, которое является результатом современного физического учения об изотопах, заключается в том, что некоторые ступеньки рисуются нам двойными или более сложными, но общий характер вертикально стоящей лестницы элементов от этого не изменяется.

К сожалению мы до сих пор знаем очень мало об исторической эволюции химических элементов, входящих в эту логически стройную систему.

Самая проблема эволюции элементов считалась долгое время—в течение всего XIX столетия—еретической. И здесь, как в целом ряде других физических, химических и физико-химических проблем, приоритет в ее постановке принадлежит биологам. На это обстоятельство совершенно определенно указывает знаменитый американский физик Р. Милликен в своей известной речи, произнесенной 29 декабря 1930 г. и напечатанной в Science, № 1879, от 2 января 1931, и в Nature от 31 января 1931 г., а также в русском переводе (За маркс-лен. естеств., 12, 1931).

Милликен считает дарвиновскую теорию эволюции одним из существенных открытий, пробивших дорогу для учения об эволюции элементов. Но еще в течение нескольких десятков лет физики и химики не решались пойти по этой дороге. Для великого творца периодической системы элементов Д. И. Менделеева эти элементы казались прочными и неизменными, как виды для биологов додарвиновского периода. Эта химическая аксиома была разрушена лишь на переломе к XX столетию, когда был открыт радий и установлено его разложение на



составные части с выделением эманации радия и гелия. Толчок, данный этим открытием, возбудил фантазию многих ученых, инженеров и в особенности популяризаторов. Распространилось убеждение, что эволюция элементов может свободно итти в обе стороны: с одной стороны, тяжелые элементы высших номеров распадаются подобно урану и радию на более простые, а с другой—легкие элементы могут превращаться в более сложные. Казалось вполне естественным допустить, что водородный атом является основной единицей, из которой построены все остальные элементы: 4 атома водорода, соединяясь вместе, образуют второй член лестницы элементов—гелий, а все остальные элементы возникли когда-то путем прогрессивной эволюции из комбинаций атомов гелия и водорода. Со дня на день ожидали открытия философского камня—получения золота из неблагородных металлов. Регрессивный процесс—распадения урана, тория, радия и других радиоактивных элементов—казался лишь придатком к этой основной серии прогрессивной эволюции атомов, которая так красиво объясняла всю картину развития природы.

Вскоре, однако, наступило отрезвление. Оно было подготовлено новейшими успехами квантовой механики, учения об относительности, учения о превращении материи в энергию и в особенности успехами астрономии. Оказалось, что по крайней мере в наших земных условиях имеет место только регрессивная эволюция атомов и притом далеко не всех, а только высших порядковых номеров (выше 83). Только в этой небольшой группе тяжелых металлов распад есть экзотермическая реакция, сопровождающаяся освобождением лучистой энергии. Поэтому такие реакции распада, как превращение урана в свинец с выделением гелия, протекают сами собой с определенной скоростью, определяющей продолжительность жизни урана. В виде исключения некоторой радиоактивностью обладают атомы калия и рубидия, которые также медленно сами собой распадаются. Но все остальные элементарные атомы с атомным весом ниже 100 являются в земных условиях очень стойкими. Для разложения их на более простые элементы требуется затрата больших количеств лучистой энергии. Самые мощные источники радиации, которые имеются в наших лабораториях, до сих пор удалось применить только к искусственному (эндотермическому) разложению на составные части немногих легких элементов и прежде всего кислорода и азота (за последнее время также лития). Однако революционные открытия астрономов за последние годы сделали в высокой степени вероятным, что в центральных частях звезд существуют условия, не наблюдаемые на земле и не осуществимые даже в самых мощных физических лабораториях. На основании своих вычислений астрономы определяют

внутреннюю температуру звезд в десятки, а может быть и сотни миллионов градусов. При этих условиях никакие химические соединения невозможны, атомы ионизированы, лишены своих не только внешних, но и внутренних электронов, сближены между собой теснее, чем в твердом теле, хотя их молниеносные движения, повидимому, также свободны, как в газовом состоянии. Непрерывно происходит распадение сложных атомов на более простые, сопровождаемое потоками электронов и превращением вещества в лучистую энергию, излучаемую в мировые пространства.

Дж. Джинс ставит на этом точку. Регрессивную эволюцию атомов он считает односторонней и даже неполной, так как разрушение многих атомных ядер (за исключением ядер радиоактивных элементов) и электронов он считает мало вероятным даже при тех высоких температурах и мощных излучениях, которые существуют внутри звезд. По его мнению «превращение: „масса—излучение“ встречается повсюду, а обратное превращение—нигде. Материя не может возникать из излучения, и разрушенные радиоактивные атомы не могут восстановляться. Машина вселенной постепенно ломается, трескается, разрушается и реконструкция ее невозможна. Второй закон термодинамики заставляет вселенную двигаться все время в одном направлении по дороге, которая приводит к смерти и уничтожению»[1].

Такое пессимистическое мировоззрение, являющееся крайней реакцией после господствовавшего перед этим оптимизма, конечно, не может удовлетворить натуралиста. Оно оставляет совершенно в стороне проблему происхождения элементов, объявляет всю лестницу элементов первозданной или во всяком случае возникновение ее непознаваемым для человеческого разума. Это—повторение лозунга «Ignorabimus», провозглашенного некогда Дюбуа-Раймоном[2].

[1] Русский перевод в «Научном слове», № 2, 1929.

[2] Пессимистический взгляд Дж. Джинса вытекает, главным образом, из его убеждения, что «законы физики остаются справедливыми и при громадных температурах в условиях, лежащих вне нашего опыта. Поэтому все наши выводы падают, как только мы предположим, что основные законы, управляющие материей в небесном пространстве, отличаются от основных законов на земле. Однако трудно допустить, чтобы такие основные и простые законы физики, как второй закон термодинамики и основные положения теории квантов, были неприменимы за пределами наших лабораторий». Однако прогресс науки и в частности физики очень часто заключался именно в ограничении применимости тех «законов», которые ранее считались общими и непреложными, и самые интересные открытия относятся именно к этим пограничным областям.

Я вспоминаю характерный случай, имевший место в моей юности. В 1895 г. молодые биологи собрались на коллоквий и обсуждали доклад о «пределах микроскопического видения». Точные вычисления Аббе и Гельмгольца чрезвычайно импонировали большинству собравшихся и их конечный вывод, что мы почти подошли к границам микроскопического видения, признавался безапелляционно. Я не мог выдержать своего возмущения перед таким по-моему необоснованным пессимизмом, вытекавшим из недостаточного учета возможных в будущем научных открытий, и заявил, что могут неожиданно появиться такие открытия, которые позволят нам гораздо глубже проникнуть в тончайшие структуры, чем современный микроскоп. Над моим оптимизмом и фантазерством посмеялись. Но на другое же утро мы прочли в газетах об открытии рентгеновских лучей, причем высказывалось предположение, что длина их волны много короче длины световых волн. Скептики вроде нынешнего Дж. Джинса протестовали в то время против правильности последнего предположения, которое шло в разрез с установленными физиками «законами природы». Прошло несколько лет и голоса скептиков умолкли. А теперь при помощи рентгеновских лучей мы анализируем уже структуру молекулы, о чем не могли мечтать пессимисты конца XIX века.



Поэтому натуралист гораздо охотнее пойдет вслед за соперниками Джинса астрономом А. Эддингтоном и физиком Р. Милликеном, воззрения которых представляют осторожный синтез между увлечениями эволюционистов первой четверти нашего века и чрезмерным пессимизмом Джинса. Милликен и Эддингтон также признают, что у нас на земле нет условий для прогрессивной эволюции атомов. Но они допускают возможность прогрессивной эволюции в мировых пространствах ряда атомов, образующихся из рассеянных повсюду атомов водорода. Милликен утверждает, что открытые им «космические лучи действительно представляют собой крики появляющихся на свет младенцев: атомов гелия, кислорода и кремния. У нас имеются маленькие указания на то, что мы можем слышать, таким образом, самые пронзительные писки, издаваемые новорожденными атомами железа, но определенно утверждать последнее мы не можем». Милликен утверждает далее, что в противоположность процессам регрессивной эволюции, совершающимся, главным образом, внутри звезд, прогрессивная эволюция гелия, кислорода, кремния, железа происходит в почти пустых пространствах между звездами и туманностями, где проносятся с огромной скоростью лишь редкие отдельные атомы и электроны и где *средняя* температура близка к абсолютному нулю. Хотя даваемое Милликеном толкование происхождения космических лучей подвергается в особенности за самое последнее время критике и еще ранее оспаривалось Джинсом, все же его поддерживают многие из современных физиков (Эйнштейн) и астрономов. В особенности вероятным представляется превращение водорода в гелий, так как это—реакция экзотермическая, хотя и требует для своего завершения особенно коротких волн лучистой энергии. Эддингтон подобно Милликену допускает, что гелий образуется из водорода именно в межзвездных пространствах и в наиболее разреженных туманностях, но отмечает, одна-

ко, чрезвычайно малую вероятность каждого отдельного случая такого возникновения атома гелия. «Каким образом,—спрашивает он,—могут встретиться 4 протона и 2 электрона, чтобы сложиться в ядро гелия в среде, настолько разряженной, что свободный путь без встреч длится целыми днями?» Вероятность каждой такой встречи, конечно, невелика, но зато число протонов и электронов в мировых пространствах огромно и времени для осуществления этих встреч тоже достаточно. Если бы это было единственным возражением против теории Милликена, то из него можно было бы сделать только один вывод: чем выше порядковый номер данного элемента, чем сложнее его структура, тем менее вероятно его свободное образование из водородных протонов и электронов и тем больший период времени требуется на его прогрессивную эволюцию.

Из этого положения можно было бы, казалось, заключить, что чем сложнее построен элементарный атом, чем выше его порядковый номер, тем менее распространен он в природе. Такое заключение было бы, однако, ошибочным. Дело в том, что в самой структуре атомов лежат некоторые особенности их большей или меньшей устойчивости. Из радиоактивных атомов уран теряет половину своей массы вследствие распада в течение 5 000 млн. лет, количество радия убывает наполовину уже через 1 580 лет, а актиний живет в среднем только 0,002 секунды. Таким образом, более сложный тяжелый атом урана оказывается прочнее более легких и простых атомов радия и актиния.

Но большая или меньшая устойчивость атомной структуры сказывается не только в скорости разрушения радиоактивных элементов, но также, повидимому, и в большей или меньшей легкости новообразования при прогрессивной эволюции. Так, наиболее распространенными элементами в природе являются, кроме водорода, гелий, кислород, кремний и железо, т. е. как раз те атомы, новообразование которых в мировых пространствах происходит по гипотезе Милликена. Атомные веса кислорода, кремния и железа делятся на 4, т. е., повидимому, их ядра представляют собой комбинацию ядер гелия. Вообще атомы с четным атомным весом более распространены в природе, чем атомы с нечетным атомным весом, а из первых большей распространенностью отличаются атомы с атомным весом, кратным 4. Это позволяет думать, что процесс прогрессивной эволюции атомов идет не равномерно от низшего номера к непосредственно высшему, а скачками. Нечетные атомы, повидимому, не являются посредствующими звеньями между двумя соседними четными, а, может быть, возникают путем регресса—распада—из вышестоящих четных. Отсюда можно представить себе, что полная серия всех возможных элементов периодической системы



заполнилась не сразу, а скачками, причем прогрессивный ход эволюции много раз сменялся регрессивным распадом.

Обычно считается не подлежащим сомнению, что распад радиоактивных элементов происходит «самопроизвольно», вне зависимости от внешних условий. Для земли это, конечно, верно, но верно ли это для всего мирового пространства? Ведь здесь размах изменчивости внешних условий по своим размерам несравнимо больше, чем на земле: плотность Бетельгейзе не больше $^1/_{1\,000}$ плотности воздуха, в туманностях еще более сильное разряжение, в пространствах нашей звездной системы, не занятых звездами и туманностями, по расчету Милликена приходится по одному атому на 15 см$^3$. А разряжение материи в промежутках между разными галактическими системами не поддается вычислению. С другой стороны, плотность материи у спутника Сириуса равна 60 000 в сравнении с водой. Возможно, что эти плотные звезды состоят уже не из атомов, а из совершенно оголенных (лишенных своих электронных спутников) ядер, тесно сближенных между собой и все же сохраняющих свободу движения, как это утверждает Эддингтон.

Не менее различны и температуры в мировых пространствах. Средняя температура в промежутках между туманностями и звездами близка к абсолютному нулю (что не мешает по Эддингтону отдельным редким электронам носиться со скоростью, соответствующей температуре в 15 000°). Температура внутри звезд измеряется десятками, а может быть и сотнями миллионов градусов, в то время как на поверхности в атмосфере их температура спускается до 3 000°.

Таким образом, в мировых пространствах обнаруживаются самые различные «экологические области» существования атомов, не менее разнообразные, чем вода, суша и воздух для живых организмов на земле. Атомы и их обломки переходят из одной области в другую и здесь могут давать «ароморфозы», соответствующие новым областям их обитания.

* * *

Мы видим, что эволюция атомов подчинена некоторым статистическим закономерностям. Если мы станем на точку зрения тех физиков, которые подобно Милликену допускают свободное возникновение во вселенной сложных атомов из простых путем случайных столкновений, то отсюда придется сделать вывод, что чем сложнее атом, тем менее вероятно его возникновение. Одновременно необходимо признать наличие обратного процесса—распада сложных атомов на простые, который происходит на наших глазах с определенной скоростью. Равнодействующая между этими двумя процессами зависит, с одной стороны, от

относительной скорости процессов распада и синтеза, а с другой—от количественного соотношения тех различных по своим условиям областей, в которых протекают эти два противоположных процесса.

Но далее вмешиваются индивидуальные особенности тех систем, которые мы называем атомами. Во-первых, между ними есть системы, распад которых сопровождается выделением энергии, и системы, на распад которых энергия расходуется, а с другой стороны, и в той и в другой группе имеются системы различной устойчивости. Если бы мы могли подсчитать все эти особенности структуры атомов и условий, в которых они находятся, то из чисто статистических данных можно было бы вычислить состояние динамического равновесия, в котором находится вещество в природе для каждого данного момента.

### 3. Эволюция молекул

На эволюции молекул приходится остановиться хотя бы коротко потому, что она в ряде отношений занимает промежуточное место между эволюцией атомов и эволюцией живых организмов.

От эволюции атомов она отличается прежде всего тем, что здесь мы не можем построить такой прямолинейной лестницы, которую дают периодическая система элементов и ряд порядковых номеров от единицы до 92. Для каждого элемента приходится строить свою «лестницу». Наиболее полно изучена система углеродистых соединений—органическая химия. Но она представляет неудобство в том отношении, что эволюция органических соединений в природе тесно связана с еще более сложной эволюцией живых организмов. Многие звенья такой лестницы в природе нам неизвестны и может быть никогда не существовали, но могут быть получены искусственно в лаборатории. Это дает нам возможность пополнить недостающие звенья системной лестницы молекул, но совершенно затемняет картину эволюции органических молекул в естественных условиях.

Очень простую и полную лестницу мы имеем для углеводородов жирного ряда. Мы ее можем нарисовать чуть ли не беспредельной от $CH_4$ до $C_nH_{2n+2}$, и никаких колебаний в определении того, какой из углеводородов этого ряда надо назвать высшим по отношению к другому, у нас возникнуть не может. И лишь при сопоставлении двух изомеров с одинаковой элементарной формулой мы встретимся с затруднением—считать ли раздвоенные и вообще разветвленные цепи более «высокими», чем цепь линейную. Но если мы поставим перед собой вопрос, какова была эволюция встречаемых в природе углеводородов—



прогрессивная или регрессивная, непрерывная или скачкообразная,—то дать определенный ответ на этот вопрос мы не сможем. Наличие скачков в природе, повидимому, несомненно. С другой стороны, повидимому, не подлежит сомнению, что значительная часть углеводородов нефти возникла в результате регрессивной эволюции, так как нефть считается обычно продуктом распада органических веществ. Но также очевидно, что в организмах происходит прогрессивная эволюция углеводородов или тех веществ, из которых углеводороды нефти образовались, но проследить детально все стадии этой прогрессивной эволюции мы не в состоянии.

Непредельные углеводороды всего естественнее признать за продукты регрессивной эволюции соответствующих предельных. Но как сравнить углеводороды жирного ряда с углеводородами ароматического ряда? Что сложнее, $C_6H_{14}$ или $C_6H_6$? По числу атомов гексан сложнее бензола, но замкнутость цепи представляет качественное осложнение, которому невозможно дать количественную оценку. Возможно установить лестницу: альдегиды-кетоны-кислоты, но никто не решится сказать, что амид проще или сложнее сульфокислоты с тем же числом углеродов в частице. Что сложнее, что стоит выше на эволюционной лестнице: анилиновые краски, азокраски или полипептиды при одном и том же количестве углеродов? В тех случаях, где лестница возрастающей сложности может быть установлена более или менее точно (как, например, альдегиды-кетоны-кислоты—эфиры), в лаборатории можно обычно изготовить те или иные звенья как в порядке прогрессивной, так и регрессивной эволюции[1].

---

[1] Среди неорганических и более простых (т. е. состоящих из небольшого количества атомов) органических молекул мы обычно не встречаем таких, которые мы не могли бы приготовить в лаборатории путем синтеза или путем распада более сложных молекул при обменном разложении. Но дело меняется при переходе к молекулам высокой сложности, состоящим из большого числа радикалов. Возможно, что здесь некоторые синтезы для нас прямо практически неосуществимы, однако, не по той причине, по которой мы не можем осуществить синтеза гелия из водорода или кислорода из гелия. Теоретически октокайдекапептид, состоящий из 18 различных аминокислот, допускает существование около триллиона изомеров. Если мы получим из природы один из таких изомеров, мы сумеем, вероятно, определить достаточно точно, на какие аминокислоты распадается его молекула. Но при настоящем состоянии наших биохимических знаний мы не можем разрешить вопроса, в каком порядке эти аминокислотные группы расположены в молекуле этого полипептида; и вряд ли сумеем нанизать синтетически в том же порядке все эти аминокислоты одну вслед за другой. А тем не менее мы знаем, что в нашем организме такой синтез происходит, и каждую минуту нашей жизни в каждой клетке нашего организма синтезируются не только полипептиды, но и гораздо более сложные белки.

Мы называем этот синтез сложнейших соединений в нашем организме ничего не говорящим химику термином «ассимиляция»—уподобление.

Не подлежит никакому сомнению, что сложные органические соединения появились на земле в связи с развитием живых организмов и их эволюция шла параллельно с эволюцией последних. Поэтому вопрос о прогрессивной и регрессивной эволюции сложных органических соединений приходится оставить открытым до выяснения характера эволюции живых организмов. Однако, если мы, оставив в стороне органические соединения, остановимся только на минералах нашей земной коры, то здесь окажется уже значительно более легким расположить химические соединения для каждого элемента в порядке возрастающей сложности. Мы убедимся, что далеко не всегда простые соединения преобладают в земной коре по сравнению со сложными. Некоторые сложные соединения обладают особенно широким распространением и, очевидно, благодаря своей устойчивости оказываются «победителями в борьбе за существование» в условиях разных слоев земной коры.

Современные минералоги (у нас акад. Ферсман) производят точные подсчеты относительной распространенности отдельных минералов земной коры, и можно рассчитывать на то, что в будущем окажется возможным установить и здесь точные статистические закономерности, которые регулируют эволюцию химических соединений в различных областях земной коры.

## 4. Эволюция организмов

Уже для молекул нам трудно с точностью установить степень сложности, хотя, по крайней мере, один признак—количество входящих в их состав атомов—нам по большей части известен. Еще труднее найти принцип, по которому мы могли бы определенно различать высшие и низшие формы среди живых организмов.

обычно не придавая этому термину уточненного смысла. В своих прежних работах я пытался показать, что термин «ассимиляция» имеет гораздо более глубокое значение, чем кажется с первого взгляда. Мне кажется очень мало вероятным, чтобы клетка или часть клетки, которая не содержит данного белка или белка, очень близкого к нему по своей изомерии, могла синтезировать этот белок из аминокислот и других обломков белковой молекулы, доставляемых в клетку извне. Но если среди коллоидов протоплазмы встречаются мицеллы, состоящие из определенных белковых молекул, то обломки различных белковых молекул, аминокислотные и другие радикалы, омывающие в растворе данную мицеллу, накладываются на нее в той же кристаллической или мицеллярной решетке; мицелла растет и может распадаться, делиться. Отсюда я вывел положение, что каждая сложная белковая молекула в клетке возникает только при наличии уже ранее существовавшей такой же молекулы.

Биохимики еще очень мало занимаются изучением белков и неохотно ставят вопрос об их искусственном синтезе. Но я уверен, что в недалеком будущем этот вопрос будет действительно поставлен на экспериментальную почву и самый вероятный способ его разрешения именно тот, на который я указываю: синтез белков из смеси продуктов их распада в коллоидальном растворе с прибавкой в виде затравки белковых мицелл того именно состава, какой желательно получить, конечно, при соответственно подобранных физико-химических условиях.



Первый принцип, казалось бы, наиболее правильный—оценка физиологической и морфологической сложности. Никто не будет оспаривать, что амеба, бактерия, спирохета или дрожжевая клетка построены с этой точки зрения проще большинства других организмов, во всяком случае проще, чем цветковое растение или позвоночное животное. Сложность последних сказывается вполне определенно в их морфологической и физиологической диференцировке. Правда, каждый высший организм мы знаем в двух формах: в форме вполне развитого организма, у которого диференцировка морфы и жизненных функций резко бросается в глаза, и в форме зиготы или отдельных гамет, кажущихся нам с первого взгляда такими же простыми, как амеба или спирохета. Но простота зигот только кажущаяся, потому что самой важной и сложной функцией зиготы является детерминация развития во взрослый организм. Не подлежит никакому сомнению, что в этом отношении зигота мыши бесконечно сложнее, чем паразитирующая в мыши амеба, хотя может быть по внешности между ними и не очень резкая разница. Если бы наши сведения о генотипах разных форм были более полны, то мы имели бы право заменить ряд организмов возрастающей морфо-физиологической сложности соответствующим рядом генотипов.

Весьма вероятно, что сложность генотипов того же порядка, как сложность молекул. Современная генетика устанавливает, что носителями всех расовых, видовых и прочих особенностей организма являются хромосомы, в которых отдельные единицы—гены—помещены в определенном порядке, совершенно так же, как в определенном порядке размещаются радикалы в структуре сложной органической молекулы. На этом основании я высказал предположение, что в основе хромосомной структуры лежат сложнейшие огромные—длиной во всю хромосому—белковые молекулы, и с этой точки зрения каждый вид мог бы быть охарактеризован сложностью своей хромосомной молекулы, отвлекаясь от того второстепенного факта, что эта молекула обычно разделяется на несколько частей по числу хромосом. Но этой хромосомной молекулярной структуры мы не знаем и, вероятно, не скоро узнаем. Ни в каком случае сложность ее нельзя охарактеризовать одним числом генов, которое обнаруживает генетический анализ, с одной стороны, потому, что этот анализ далеко не полон, а с другой—потому, что сами гены могут быть резко различны по своей сложности. И даже в том случае, если бы мы знали в совершенстве структуру видовой хромосомной моле-

кулы, мы оказались бы перед той же трудностью, как при оценке большей или меньшей сложности молекулы анилиновой краски, азокраски или полипептида, содержащих одно и то же количество атомов.

Таким образом, нам приходится ограничиться определением морфо-физиологической сложности фенотипа. Некоторые биологи спорят о том, что надо при этом поставить на первый план: физиологию или морфологию. Но это, по-моему, праздный спор, вроде спора о том, что возникло ранее: яйцо или курица. Функция так тесно связана с формой, что их можно рассматривать только совместно. Оценка сложности различных животных и растительных типов производится обычно без определенных числовых критериев «на-глазок». Вряд ли кто будет оспаривать, что кишечнополостные являются наиболее простым типом среди Metazoa, а хордаты (позвоночные)—наиболее сложным: степень сравнительной диференцировки этих типов настолько различна, что при определении ее больших разногласий не будет. Но я не решился бы также безапелляционно решить, что сложнее: восьминог или муравей, и думаю, что этого вопроса мы не могли бы разрешить даже в том случае, если бы великолепно знали во всех деталях физиологию и морфологию этих животных и даже точную молекулярную структуру их генотипов. В этом смысле также бесполезно было бы, по-моему, ставить вопрос о том, кто сложнее: лев, орел или акула. В школьных учебниках считается бесспорным, что классы, к которым принадлежат эти высоко диференцированные организмы (млекопитающие, птицы, рыбы), занимают ряд последовательных ступеней эволюционной лестницы. Но это заключение выводится из соображений, не имеющих ничего общего с оценкой по сложности. Полагают, что и млекопитающие и птицы в своей эволюции прошли через стадию рыбы. Вряд ли кто будет оспаривать, что предки сухопутных позвоночных произошли от водных рыбообразных форм (только уже, конечно, не от современных акул). Но заменять лестницу постепенно возрастающей сложности исторически-эволюционным рядом значит совершать грубую логическую ошибку. Вместо того чтобы решать проблему: прогрессивна или регрессивна эволюция, мы такой подстановкой всякую эволюцию должны были бы признать прогрессивной.

А между тем нельзя сомневаться в том, что эволюция в некоторых случаях бывает регрессивной—идет в сторону упрощения организации. Достаточно пока указать только на паразитические, сидячие и неотенические формы. Вряд ли кто станет отрицать, что ленточные черви являются упрощенными по сравнению с их свободными предками (вероятно, ресничными червями). Они потеряли кишечник и всю ту сложную систему органов, которая стоит в связи со свободным добыванием пищи.



Осложнения (и то сопровождаемые упрощениями) в строении кожных покровов, в половых органах и в метаморфозе вряд ли покрывают собой общую упрощенность организма. Точно так же сидячие аннелиды, повидимому, развились из свободных путем упрощения организации, и такое же упрощение мы находим у усоногих раков в сравнении с свободно подвижными раками, какими были, конечно, их предки. На наших глазах из амблистом развиваются неотенические аксолотли, выпадает последняя наиболее сложная стадия развития, что, конечно, является упрощением. Весьма вероятно, что такой же случай неотенического упрощения имел место в эволюции коловраток и аппендикулярий, и их отдаленных предков следует искать среди сложно диференцированных форм. Надо заранее слишком твердо уверовать в прогрессивный характер всякой эволюции, чтобы отрицать очевидность регресса у всех этих паразитических, сидячих и неотенических форм, которые, как правило, являются упрощенными по сравнению с их более сложными предками, в результате потери большого количества генов, не возмещаемой приобретением некоторого числа новых генов[1].

---

[1] Возможно, что первым шагом к закреплению неотении у аксолотля или коловратки явилось возникновение нового гена, например, подавляющего развитие щитовидной железы, в результате чего подавляется и метаморфоз. Но с того момента, когда взрослая стадия исчезла из эмбриологического развития, все гены, определяющие развитие утраченных органов взрослых стадий, становятся ненужными для вида, выходят из-под влияния естественного отбора и с течением времени мало-помалу автоматически выкидываются из генотипа. Если бы экспериментатору удалось путем инъекции какого-нибудь гормона вызвать метаморфоз у аппендикулярии, то мы могли бы ожидать появления во всех органах претерпевшей метаморфоз личинки разнообразнейших уродств и недочетов вследствие накопления летальных для этой стадии генов и нехваток, накопившихся за огромный период неотенического существования вида. То же следует заключить о генах кишечника ленточного червя и генах нервно-мышечной системы взрослой стадии балануса или саккулины.

Неотения может ограничиться отдельными органами, остановка которых на ранней, недоразвитой стадии происходит иногда в эволюции видов или даже целых отрядов без значительного осложнения генотипа под влиянием одного только гена. Мы имеем основания утверждать, что таково именно первоначальное происхождение антенн, хоботковых лопастей и гальтеров у двукрылых. Для каждого из этих органов у Drosophila melanogaster получены мутационные гены: bithorax I, bithorax II, aristopedia, proboscipedia, устраняющие эту неотению и возвращающие затронутые ею органы в прежнее состояние. Усики и хоботковые лопасти принимают форму членистых ножек, гальтеры превращаются во вторую пару крыльев. Очевидно, что миллионы лет назад неотения возникла у родоначальников отряда Diptera под влиянием немногих генов, подавивших развитие соответствующих органов, а теперь в опытах Бриджеса, Балкашиной и Астаурова эти гены мутировали обратно или же возникли новые гены, сразу отомкнувшие возникший в древние времена запор. Но за прошедший со времени редукции этих органов огромный период многочисленные гены, регулировавшие когда-то их нормальное развитие, вследствие отсутствия подбора деградировали частью растерялись.

Некоторые биологи, останавливаясь перед трудностью разрешения вопроса о большей или меньшей сложности двух сопоставляемых организмов, заменяют характеристику по сложности характеристикой по приспособленности. Но прежде всего такая замена не приносит нам никакой пользы, так как оценить количественно приспособленность не менее трудно, чем морфофизиологическую сложность. Притом же приспособленность характеризует в первую очередь изменение внешних условий, в соответствии с которыми изменяется организм. В сущности в каждый данный исторический момент все виды оказываются в равной мере приспособленными к условиям своего существо-

---

Поэтому вторые крылья, хоботковые и усиковые ножки развиваются у bithorax I, bithorax II, aristopedia, proboscipedia неправильно, уродливо и с большими индивидуальными вариациями. Генотип их у мух, несомненно, сильно упрощен. Любопытно, что все четыре перечисленных гена дрозофилы помещаются в отдельных локусах на очень коротком участке третьей хромосомы. Так как в наших культурах гены—отмыкатели неотенических запоров—возникли совершенно самостоятельно, независимо друг от друга, то топографическую связь между ними в хромосоме следует отнести к давно прошедшим периодам эволюции двукрылых. Возможно, что толчком к обособлению этого отряда послужило новообразование одного первоначального гена неотении, останавливавшего развитие первичного насекомого на той стадии эмбриогенеза, когда только начинали диференцироваться задние крылья, жующие ротовые части и антенны. Но при дальнейшей эволюции отряда этот единый ген-запиратель диференцировался и распался на отдельные локусы, как ген scute распадается по мнению некоторых генетиков на отдельные, но еще связанные между собой центры. В настоящее время вместо единого гена неотении мы имеем целый отрезок, на котором сосредоточены гены, задерживающие развитие отдельных органов в мухе. Обратные мутации, отмыкающие неотенические запоры, происходят поэтому в отдельных локусах независимо друг от друга. Таким образом, результаты экспериментальных работ по генетике дрозофилы позволят нам, быть может, вскрыть природу одного мутационного толчка к неотении, который имел место миллионы лет назад и о котором не сохранилось ясных палеонтологических данных.

Резкая неотения,—например, созревание половых органов на ранней личиночной стадии, подобной трохофоре аннелид,—ведет за собой сначала сильное упрощение только фенотипа, в то время как генотип сохраняет свою сложность. При этом большие участки хромосом теряют активность, так как не имеют возможности проявиться в эмбриональном развитии за исчезновением тех стадий, на которых они обычно проявляются.

У дрозофилы мы устанавливаем действительно довольно большие участки X-хромосомы и почти целиком всю Y-хромосому именно в таком, неактивном состоянии. Может быть, такое состояние хромосомного аппарата следует признать доказательством того, что в развитии насекомых большую роль играли неотении. С другой стороны, запас непроявляющихся в развитии генов, которые могут мутировать в гены, проявляющиеся в развитии уже неотенической формы, влечет за собой высокую изменчивость последней и позволяет ей иногда обнаружить в дальнейшем пышный расцвет прогрессивной эволюции. Мы наблюдаем такой расцвет у полипов, коловраток, вероятно, у первичных костистых рыб, птиц и млекопитающих.



вания, и плазмодий малярии является не менее приспособленным, чем человек и анофел, между которыми распределяется его существование. Естественный отбор строго выкидывает все неприспособленные формы.

Но естественный отбор обеспечивает только некоторый минимум приспособленности. Ведь до настоящего времени прекрасно существует класс амфибий несмотря на все несовершенство его приспособлений, сказывающееся, например, в том, что здесь артериальная кровь смешивается с венозной, так сказать, канализация соединена с водопроводом. Но это отнюдь не мешает амфибиям в течение десятков и сотен миллионов лет занимать свое определенное место в известных условиях земной природы, и к этим условиям они оказываются, без сомнения, гораздо лучше приспособленными, чем большинство позвоночных, появившихся позднее в эволюционной истории.

Казалось бы вопрос о бо́льшей приспособленности решается проще, когда палеонтология открывает ряд форм, сменявших одна другую в исторической эволюции. Сравнивая между собой ряд «предков лошади», как его рисуют некоторые палеонтологи, мы, конечно, согласимся с тем, что в нем постепенно усиливаются приспособления к быстрому бегу и к питанию травянистым покровом. В современных условиях какой-нибудь эогиппус не мог бы, вероятно, выдержать конкуренцию с дикой лошадью Пржевальского, хотя еще вопрос, не сумел ли бы культурный человек использовать и его с большой пользой для себя в таких условиях, когда лошадь менее пригодна.

Но можем ли мы утверждать, что современная лошадь выдержала бы конкуренцию с эогиппусом, если бы попала в его эпоху и в его условия существования? Неуклюжий стегоцефал был, без сомнения, прекрасно приспособлен к климату, почве, условиям питания, к защите от хищников, паразитов и современных ему бактерий, от которых может быть быстро вымерли бы многие из его потомков, которые кажутся нам более приспособленными, а на самом деле приспособлены к совершенно иным условиям. Приспособление никогда нельзя оценивать отвлеченно, а только по отношению к совершенно определенным условиям, и поскольку о приспособленности заботился естественный отбор, все виды животных и растений, существовавшие в отдаленные эпохи и ныне существующие, оказываются одинаково приспособленными.

Некоторые биологи пытаются оценить прогресс количественно—увеличением числа особей вида и расширением площади его расселения; сужение площади и уменьшение числа особей считают признаком регресса. Однако резко бросающееся в глаза явление биологических «волн жизни», столь часто наблюдаемое среди всех животных, растений и в особенности

наглядно среди насекомых, которые то появляются в известные годы на огромных пространствах в несметных количествах, то почти совершенно исчезают, вряд ли имеет прямое отношение к прогрессу или регрессу. И если бы мы захотели оценить прогресс количеством особей и широтой их распространения, то муравьев и бактерий надо было бы поставить наравне с человеком на одну и ту же самую высшую ступень биологической лестницы. А еще несколько сотен тысяч лет назад, в ледниковый период человек, оттесняемый льдами, разбросанный маленькими группами среди суровой природы, мог бы, пожалуй, быть принят за один из регрессивных видов.

Не надо забывать и того, что при всех определениях прогресса и прогрессивных форм огромную роль играет антропоцентризм классификатора, кто бы он ни был—наивный слагатель библейских сказаний или современный биолог. Всегда человеку кажется, что он является венцом прогресса, и ему отводится самая высшая ступень биологической лестницы, а ступени, непосредственно следующие книзу, предоставляются животным, наиболее похожим на человека. Очевидно, требуется немало усилий для того, чтобы освободиться от этого ненаучного предрассудка.

Итак, разобрав различные подходы к определению оценки биологического прогресса, мы приходим к заключению, что принципы оценки как по приспособленности, так и по количественному росту, а тем более по близости к человеку, должны быть отвергнуты. При эволюции атомов или молекул единственным прочным признаком прогресса является осложнение, морфологическая и физиологическая диференцировка, а обратно—упрощение и дедиференцировка представляют собою регресс. По существу правильнее было бы говорить об осложнении и упрощении генотипа, но за невозможностью оценки последнего приходится оценивать сложность фенотипа, что также очень затруднительно и в каждом отдельном случае может вызывать разногласия.

***

На первых шагах развития эволюционной идеи в биологии ученые охотно строили по примеру своих предшественников родословное дерево организмов в виде лестницы. Но уже Дарвин указал на частый случай возникновения новых видов путем дихотомического разветвления от прежде единого вида. Мало-по-малу родословное дерево приняло форму действительно разветвленного дерева, концевые листочки которого соответствуют ныне существующим видам, а узлы главного ствола и ветвей—вымершим видам и группам видов (рис. 1а). Некото-



рые исследователи предпочитают придавать ветвям форму хвоща с пучковым отхождением веточек от узла (рис. 1b).

При таком схематическом изображении родословной прогресс (в смысле морфо-физиологического осложнения) может быть выражен отвесным расстоянием каждого листочка дерева от основной горизонтали. Масштаб прогресса в условных процентах показан на вертикальной линии слева рисунка. Расстояние каждого листочка от корневого конца ствола вдоль ветвей

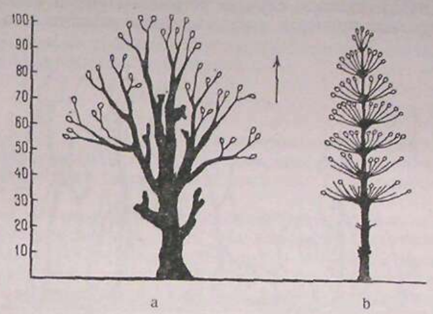



Рис. 1. Тип «дерева» (а) и тип «хвоща» (b).

во всех случаях почти одинаково, так как эволюционная история каждого ныне существующего вида имеет одинаковую продолжительность, считая от периода появления первых организмов на земле.

Однако ни один из современных биологов не согласится признать такое родословное дерево действительным изображением эволюции органического мира. Прежде всего основные типы животного или растительного царства гораздо больше обособлены друг от друга, чем главные ветви этого дерева. Правда, большинство биологов (но не все) склонно приписывать миру организмов монофилетическое происхождение. Но основные типы отделились друг от друга так давно, что при самом широком полете сравнительно-морфологической фантазии связать их между собой, отвести от одного корня не представляется возможным, тем более что палеонтологические находки в этом отношении не могут нам дать положительного материала.

Вспоминая знаменитый спор между Кювье и Жоффруа Сент-Иллером, и современный биолог не может не встать на сторону Кювье в смысле отсутствия прямой связи между морфологией

типов, конечно, вполне согласуя это отрицание с идеей единства эволюции организмов.

Второй крупный недостаток схемы родословного дерева заключается в том, что она очень мало учитывает явления регресса в эволюции.

Разветвления дерева поднимаются почти исключительно кверху, а легкие понижения некоторых концевых веточек по своему размеру совершенно не соответствуют размеру действительно наблюдавшихся случаев регресса. Ниже я постараюсь на конкретных примерах показать, какую относительно очень

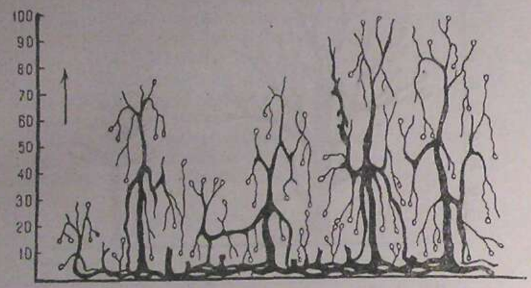



Рис. 2. Тип «мангровой заросли».

большую роль играет регресс в эволюции организмов, что совершенно соответствует и теоретическим представлениям о роли регресса в эволюции других элементов природы, например, атомов. Необходимо поэтому в родословную схему ввести принцип частого опускания побегов книзу при сохранении за ними способности давать молодые побеги снова вверх.

Мы избегнем обоих недостатков родословной схемы, если вместо одинокого ветвистого дуба будем рисовать мангровую заросль, развившуюся за много тысячелетий от общего корня, т. е. целую группу стволов, растущих кверху с бесчисленными спускающимися книзу отростками, отходящие побеги которых могут снова подниматься вверх (рис. 2). Весьма частым в этой схеме будет образование стволов с обратным по сравнению с хвощом расположением мутовок: стебель идет вверх и от него с некоторыми промежутками отходят кольца спускающихся вниз веточек. Такая схема изображает очень часто, по-моему, встречающийся случай неуклонно прогрессивной эволюции типа отдельных форм, сопровождающейся, однако, взрывами гораздо более многочисленных регрессивных мутаций.



Для любителей родословных «деревьев» такая схема может показаться чрезмерно сложной и запутанной. На самом деле и она далеко не передает всей сложности, имевшей действительно место в естественной эволюции организмов. В огромном большинстве случаев каждый эволюционный скачок бывает одновременно и прогрессивным и регрессивным, т. е. упрощение морфологической и физиологической организации сопровождается большим или меньшим ее осложнением, диференцировкой некоторых отдельных особенностей. Но это явление уже не может быть изображено на схеме: приходится лишь приблизительно оценивать перевес регрессивных особенностей над прогрессивными, и наоборот.

* * *

Переходя к конкретному рассмотрению отдельных частей нашей мангровой заросли, я остановлюсь прежде всего на частях ее, ближе всего расположенных к первоначальному ростку.

Если не говорить о таинственных бактериофагах и других фильтрующихся вирусах (последние может быть правильнее было бы называть не организмами, а «проорганизмами»), то есть среди ныне существующих протистов ряд форм, которые могут претендовать на звание действительно простейших организмов, положивших начало эволюции органического мира: это—бактерии, дрожжевые грибки, амебы, спирохеты. Однако из этой группы мы прежде всего должны развенчать спирохет, так как несмотря на общую простоту организации этих лишенных ядра и твердой оболочки одноклеточных они связаны в своей паразитической жизни с высшими животными и являются не простыми, а несомненно упрощенными организмами. Некоторые протистологи развивают гипотезу, что спирохеты произошли от трипаносом и вторично утратили свое ядро. Последняя гипотеза отнюдь не может считаться доказанной, но сомневаться в том, что это—спускающийся книзу воздушный корень мангрового дерева, не приходится.

Все популярные книги, рисующие эволюцию животного мира, начинаются обычно с описания амебы. Однако не может быть никакого сомнения в том, что амеба очень сложный организм с прекрасно развитым ядром, которое делится митотически. Амеба питается другими мелкими организмами или паразитирует у многоклеточных форм, и мы не можем представить себе, что бы жизнь началась на земле в форме амебы. Некоторые выдающиеся ботаники (Pascher) настаивают на том, что амебы являются результатом длительного регрессивного процесса, и их предки были зеленые жгутиковые формы, обладавшие

способностью питаться за счет углекислоты и минеральных солей, утилизируя энергию солнечного света. Наследием от этих предков остались у некоторых амеб жгуты, развивающиеся на определенных стадиях жизненного цикла. Таким образом и амеба является результатом регрессивной эволюции.

Бактерии, по крайней мере некоторые из них, ведущие свободный образ жизни вроде почвенных нитрофицирующих бактерий, могут в своем обмене веществ обходиться без содействия каких бы то ни было других организмов. Им нужен только источник азота в виде аммиака, сжигая который за счет кислорода, они могут синтезировать углеводы и белки в соответствующем растворе минеральных солей. В вулканических областях и теперь имеются условия, в которых налицо все необходимые для нитрифицирующих бактерий элементы неорганического происхождения. И все же большинство ботаников не склонно признавать за бактериями такого первенствующего значения в эволюции органического мира. Бактерии связаны промежуточными формами с сине-зелеными водорослями, тоже безъядерными, но получающими свою энергию от солнечных лучей, задерживаемых пигментом. Значит и бактерий можно рассматривать как результат регресса, и притом довольно сложного, так как и сине-зеленые водоросли тоже, вероятно, не простые, а упрощенные организмы.

Дрожжевые грибки живут за счет сахара, который в природе вырабатывается выше их стоящими организмами: это, конечно, тоже спускающийся книзу воздушный корень мангрового дерева.

* * *

Переходя от типа простейших ко второму типу животного царства, мы у Mesozoa находим также преимущественно упрощенные формы, из которых некоторые спустились возможно с очень высоких ветвей. Это по большей части или сидячие, как губки, или паразитические формы, а сидячий образ жизни подобно паразитическому обычно ведет к многочисленным упрощениям организма. Кто может сказать теперь, как сложно диференцированы были предки современных дициемид, которые теперь паразитируют в теле определенных головоногих моллюсков и эволюционировали параллельно с этим чрезвычайно сложно диференцированным классом животных?

Переходя к Metazoa мы видим, что наша мангровая заросль не однородна, а распадается на участки с различными типами растительности. Одни из них обособлены от соседних чистыми просеками и полянами, другие связаны более или менее густо заросшими переходами. Некоторые участки представляют собой густую чащу, через которую почти невозможно пробраться; видя перед собой исковерканные, перепутанные стволы и ветви, то спускающиеся до самой земли, то поднимающиеся кверху, трудно разобраться, где растущий вверх ствол, а где спускающийся книзу воздушный корень. На других участках стволы растут стройно кверху, и между ними легко ходить, наблюдая то здесь, то там отдельные свисающие воздушные корни. Высота стволов весьма разнообразна, порой мы входим в высокоствольную рощу, а есть участки, покрытые мелким кустарником. Кое-где наряду с зеленеющими, покрытыми живой листвой растениями возвышаются мертвые сухие стволы—дошедшие до нас остатки вымерших групп, а в других местах весь сушняк погиб, остались только живые, дошедшие до современной эпохи формы. И все же эта заросль вся развилась от одного корня, и связывающее все стволы корневище проходит где-то глубоко под землей, скрытое от наших глаз.



Участок, занятый типом кишечнополостных, резко обособлен прогалинами от соседних, только некоторые отдельные стволики перебегают от него к соседнему участку червей—может быть Ctenoplana, Coeloplana и др. Главным стволом этой заросли является прямой высокий ствол, ведущий к наиболее «совершенным» гидромедузам с вполне развитыми свободно живущими медузами и с сидячим гидроидным поколением. Большинство отмерших боковых суков на этом стволе отвалилось, и об эволюции нашего прогрессивного типа мы знаем поэтому очень мало. Только где-то от середины ствола поднимается боковая ветвь или пучок боковых ветвей к медузам, лишенным гидроидного поколения, по всей вероятности не утратившим своей личиночной прикрепленной стадии, а никогда не имевшим ее. Эта ветвь свидетельствует как будто о том, что гидроидное сидячее поколение является сравнительно поздним приобретением класса гидромедуз, значительно повысившим общую морфо-физиологическую диференцировку типа: понадобилось возникновение большого числа новых генов, осложняющих генотип, чтобы ствол гидромедуз поднялся до верхушки, до высшей стадии диференцировки.

Верхушка основного ствола окружена кольцами воздушных корней, спускающихся к формам с упрощенной вторично диференцировкой, с постепенно исчезающим медузным поколением. Повидимому, гидромедузы особенно легко мутировали и продолжают мутировать в направлении неотении. Так как медузное поколение исчезает, повидимому, совершенно независимо у родственных между собой видов гидромедуз, то отсюда можно вывести заключение, что первым толчком к этому упрощению является самостоятельное возникновение одного или немногих генов, индуцирующих первую стадию неотении—сохранение медузоида на стебельке гидроида или остановку

медузоида на эмбриональной стадии. Вслед за тем возникали — также независимо в разных линиях — гены, переносившие созревание зачатковых клеток на все более и более ранние стадии, медузоиды превращались в гонофоры, гонофоры в споросаки. Пресноводная гидра соответствует, повидимому, воздушному корню, спустившемуся всего ниже: здесь не осталось уже никаких следов медузоидного поколения, и за долгий период неотенического состояния гидры из ее генотипа в отсутствии подбора исчезли, конечно, все гены, когда-то регулировавшие развитие сложных гастроваскулярных каналов, нервной системы и органов чувств. Если стать на такую точку зрения, придется признать, что не только фенотип, но и генотип пресноводной гидры чрезвычайно упрощен по сравнению с генотипом гидромедуз, обладающих правильной сменой поколений.

Любопытно, что такая же склонность к неотении, мутабильность в том же направлении наблюдается и у второй основной группы кишечнополостных — Scyphozoa. Здесь мы также имеем формы со сменой поколений среди сцифомедуз и неотенические формы, у которых бесследно выпало половое поколение (кораллы, актинии). Конечно, общая диференцировка у актинии сложнее, чем у гидрополипа, мангровая заросль здесь повыше, и воздушные корни спускаются не так близко к земле.

Тип червей — это самая глухая чаща в центре нашей мангровой заросли, — чаща, через которую не удалось пробраться ни одному зоологу. Лишь немногие стволы поднимают свои верхушки выше верхнего уровня этих перепутавшихся между собой кустов, но и те почти от самой вершины спускают вниз бесчисленные воздушные корни. Несколько более других обособлена группа плоских червей. Ее свободно живущие члены — ресничные черви — как-то связаны, повидимому, с ктенофорами из кишечнополостных и с дициемидами из Mesozoa. Но может быть эти связи — плод фантазии зоологов. Ныне существующие ресничные черви довольно легко располагаются в один ряд: Polyclades, Triclades, Rhabdocoela, Alloiocoela, Acoela; но невозможно решить, представляет ли вертикальная ветвь, внизу которой сидит веточка Acoela, а вверху веточка Polyclades, поднимающийся вверх ствол прогрессивной эволюции (мнение Графа) или же спускающийся вниз воздушный корень регрессивной эволюции (мнение Ланга). Однако, если даже не становиться всецело на весьма остроумную точку зрения Ланга, все же нельзя не признать, что в группе ресничных червей много случаев очевидного регрессивного метаморфоза. И уже во всяком случае основной ствол ресничных червей окружен различными воздушными корнями, спускающимися далеко книзу и изображающими регрессивную эволюцию в группах паразитических сосальщиков и ленточных червей. Как



бы высоко мы ни расценивали диференцировку кожных покровов, прикрепительных аппаратов и сложность жизненного цикла у этих форм, во всяком случае здесь налицо признаки явного регресса. У ленточных червей бесследно пропал отличительный признак всех Metazoa — кишечный канал, и они возвратились к тому способу питания, который характерен для Mesozoa и для паразитических простейших.

Подтип кольчатых червей возглавляется также стройным высоким стволом свободно живущих полихет, для роста которого понадобился ряд сложных прогрессивных мутаций. Но и от этого ствола во все стороны рассыпались многочисленные спускающиеся книзу воздушные корни — линии регрессивных мутаций. Достигнув «высокого» развития, генотипы свободно живущих кольчатых червей получили способность мутировать в самых различных направлениях, но преимущественно в сторону упрощения. И мы видим, что кольчатые черви дали начало многочисленным в значительной степени упрощенным формам, легко приспособившимся к полусидячему или сидячему образу жизни, к жизни в пресной воде и на земле и в особенности к жизни в мокром песке, остающемся на берегах океана после отлива. Именно в этих последних условиях развились своеобразные гефиреи и Prosoprocta, у которых от диференцировки аннелид остались только полость тела и брюшная нервная цепочка, утратившая в большей или меньшей степени сегментацию. Конечно, организация Sipunculus и тем более Priapulus в морфофизиологическом отношении гораздо более проста, чем организация какой-нибудь Nereis, что не мешает, однако, и этим формам быть прекрасно приспособленными к своим условиям обитания. Не исключена возможность, что и здесь сыграла известную роль неотения, т. е. перенесение половой зрелости на более раннюю стадию и постепенное выкидывание всех генов, которые проявляются генотипически на более поздних стадиях, — генов, управляющих сегментацией, расчленением нервной системы, развитием нефридиев.

Еще более вероятно, что неотения сыграла существенную роль при развитии мшанок, которых можно сравнить с сидячими трохофорами, а в особенности в эволюции коловраток, сходство которых с трохофорой так поразительно. Вокруг одинокого мощного ствола свободных аннелид разместились пятнами густые поросли низких кустарников, каждая из своего спустившегося далеко вниз воздушного корня.

Не буду останавливаться на одиноком невысоком стволе круглых червей, происхождение которого остается загадочным. Но вряд ли кто будет оспаривать, что организация этой группы сильно вторично упрощена, что она поднялась от спустившегося книзу воздушного корня какого-то другого хорошо диферен-

цированного ствола и что в генотипе этой группы затерялись многочисленные когда-то существовавшие гены.

Плато, занятое иглокожими, лежит обособленно, окруженное со всех сторон чистыми прогалинами. Вряд ли можно сомневаться, что сюда зашел один из воздушных корней, спустившийся с какого-то ствола червей, обладавших личиночной стадией трохофоры: слишком велико сходство между последней и личинками иглокожих. На этом плато выдвигается несколько прямых стволов, представляющих отдельные классы иглокожих, ныне существующих и вымерших. В противоположность густой чаще червей промежутки между отдельными стволами чисты, каждый из стволов можно обойти вокруг, не запнувшись даже о связующее их скрытое в земле корневище. Конечно, и здесь есть воздушные корни, но они не бросаются в глаза. Ветвь одного из оголенных засохших стволов загнута книзу: это—голотурии, вторично утратившие или почти утратившие свой скелет. Есть что-то в генотипе иглокожих, затрудняющее регрессивный метаморфоз в больших размерах, может быть какие-либо особенности хромосомального аппарата. А с точки зрения фенотипа личинка иглокожих казалось бы столь же легко, как трохофора, могла бы достигнуть половой зрелости без метаморфоза.

Плато, занятое типом моллюсков, похоже на только что описанное: здесь те же одинаковые стволы—классы, связь между которыми нам не ясна. И здесь наличие трохофорообразной личинки указывает на какую-то связь с центральной зарослью червей, но отсутствие сегментации и брюшной нервной цепочки свидетельствует о том, что связь эта очень древняя, может быть через какие-нибудь неотенические формы. Но в заросли моллюсков почти на каждом стволе ясно видны спускающиеся книзу воздушные корни, соответствующие столь широко распространенной среди моллюсков утрате раковины—частичной или полной.

Роскошное плато членистоногих покрыто великолепной зеленью, за которой скрываются отдельные скелеты вымерших классов. В генотипе членистоногих есть какие-то своеобразные особенности, затрудняющие крупные изменения фенотипа и в то же время способствующие возникновению разнообразных мелких особенностей. В настоящее время нет типа, более богатого видами, чем членистоногие, и в то же время их главные классы построены каждый по строго определенному плану, который во всех существенных подробностях—вплоть до числа сегментов—повторяется почти в каждом виде этого класса. Даже паразитические формы—несомненные воздушные корни—в этом отношении по большей части слабо отличаются от давших им начало поднимающихся вверх *прогрессивных* стволов: по крайней мере личинка большинства паразитических ракообразных построены по типу свободноживущих членистоногих. Огромное число несомненно регрессировавших видов, как напр., бескрылые насекомые или слепые пещерные обитатели, отличается от крылатых и зрячих вероятно лишь небольшими упрощениями генотипа вроде того, которое описано выше (стр. 555 и след.) для дрозофилы. Самое значительное упрощение наблюдается у усоногих раков, в особенности у паразитических форм среди этой группы; оно может быть также связано со своеобразной неотенией.



Заросль членистоногих более, чем в других типах, на которых мы останавливались, похожа на рощу обычных деревьев с поднимающимися вверх ветвями и относительно короткими воздушными корнями. Некоторые деревья этой рощи очень высоки, принадлежат к наиболее высоким стволам всей плантации животного царства. В особенности перепончатокрылые и среди них в первую очередь муравьи по высоте своей своеобразной морфологической и физиологической диференцировки могут поспорить с наиболее сложными представителями типа позвоночных, не исключая пожалуй даже человека. Кажется на земной поверхности нет дерева, нет удобного камня, которые не составляли бы собственность той или иной колонии муравьев. А по сложности врожденных безусловных рефлексов—инстинктов—у них нет соперников в живой природе.

Плато типа хордовых заросло уже не рощей, а целым лесом. Этот лес соединяется где-то с зарослью типа червей: к нему подходит, повидимому, корневище от ствола кольчатых червей, но оно скрыто под почвой, и биолог только приписывает этому корневищу некоторые стоящие в промежуточной области побеги вроде Balanoglossus. Лес позвоночных хорошо расчищен, всюду видны поднимающиеся вверх прямые ветвистые стволы, и связующие их горизонтальные корневища часто заметны вполне определенно. Отмершие деревья и ветви сохранились в довольно хорошем состоянии, так как ископаемые формы *дошли до нас в лучшем виде и в большем количестве, чем в других* типах, и в некоторых случаях дают возможность строить выводы об исторических связях между отдельными группами. Каждый класс позвоночных представлен и мелким подлеском, и более высокими стволами, в каждом есть великаны, достигающие предельной для позвоночных величины, так как при сравнении акулы, орла и льва нельзя ни одной из этих форм отдать преимущество перед другими по сложности морфо-физиологической диференцировки. Повидимому, к таким гигантам следует отнести и некоторые из вымерших групп амфибий и рептилий, которые были, конечно, не менее сложно организованы, чем ныне существующие травоядные и хищные млекопитающие.

При входе в лес позвоночных со стороны заросли аннелид мы сталкиваемся со своеобразной группой первичных хордат. *Здесь центральное* место занимает одинокая веточка ланцетника с одним или немногими зелеными листочками. Обычно личинка ланцетника с примитивным устройством хорды и нервной системы, чрезвычайно простой кровеносной системой, с многочисленными жаберными щелями и в особенности с интересной системой сегментальных органов считается наиболее близко стоящей к прародительскому типу всех хордат. Но с другой стороны, не подлежит сомнению, что ланцетник несет на себе самые явные следы упрощения, связанного с приспособлением к жизни в песке. Значит этот зеленый росток вырос где-то на воздушном корне, низко спустившемся от своего первоначального ствола и носит на себе признаки неотении (Amphioxides Гольдшмита).

Но отдав веточку к ланцетнику, этот воздушный корень продолжает спускаться и дает целый венец воздушных корней, от каждого из которых отходят зеленые веточки современных оболочников. Личинка асцидий еще более упрощена, чем личинка амфиокса, так как взрослая асцидия приспособилась к сидячему образу жизни и целый ряд важнейших органов типа хордат ей оказался ненужным. В результате соответствующие гены могли совершенно выпасть из генотипа асцидий. Сложные асцидии возникли, конечно, путем усложнения генотипа, но и это усложнение сопровождалось различными упрощениями как фенотипа, так и генотипа. Вторичный возврат к планктонному образу жизни у пиросом и сальп повлек за собой, с одной стороны, упрощение организации, пропажу хвостатой личиночной стадии, а с другой—значительные усложнения благодаря выработке органов движения, органов чувств, свечения и других приспособлений к планктонному образу жизни. В особенности осложненным представляется генотип Doliolum с его характерной сменой поколений, стоящей много выше по сравнению со сменой поколений в других типах животного царства. Поэтому Cyclomyaria заслуживают того, чтобы им отвести довольно высокий ствол в лесу хордат, хотя этот ствол начинается от воздушного корня, спустившегося далеко вниз.

Группа аппендикулярий—типичная неотеническая группа: здесь исчез весь фенотип взрослого, вероятно, сидячего животного, и половые органы достигают зрелости на стадии личинки весьма упрощенного строения. Конечно, при этом вследствие отсутствия отбора из генотипа мало-помалу пропало большое количество генов, проявлявшихся только на взрослой стадии, хотя с другой стороны возникли многочисленные новые гены, так как аппендикулярии довольно богаты видами.



Идя далее, мы сталкиваемся с круглоротыми, которые также несут признаки приспособления к полупаразитическому образу жизни. Некоторые из этих признаков могут быть отнесены к приспособительно-прогрессивным (строение рта), но другие—регрессивны (редукция органов чувств). Как всегда в сравнительно-анатомических вопросах, трудно решить, является ли отсутствие парных конечностей, зубов и чешуй примитивным признаком или результатом упрощения. Во всяком случае весьма вероятно, что ветвь круглоротых является отпрыском нисходящего воздушного корня. Наличие личиночной формы у миноги—аммоцета—намекает на возможность, что в развитии круглоротых могла играть некоторую роль неотения.

Палеонтологическая история позвоночных в каждом классе богата примерами полного вымирания наиболее совершенных из существовавших когда-то типов. В особенности изобилуют такими примерами классы рыб, амфибий и рептилий. На этих участках почти самыми высокими мощными стволами являются засохшие, исчезнувшие. Заполняющие в настоящее время фауну океанов и пресных вод костистые рыбы без артериального конуса, без спирального клапана кишки представляют собой эпигонов мощной фауны палеозойских рыб, и их родоначальники—ископаемые Teleostei раннего мезозоя—носят на себе следы упрощения, неотении. Точно также и современные амфибии представляются нам во многих отношениях упрощенными по сравнению с великолепными стегоцефалами, и во всяком случае исчезновение мощного костного панцыря нельзя принять иначе, как за упрощение, связанное с редукцией их генотипа. Среди современных амфибий широко распространена неотения, всегда влекущая за собой редукцию фенотипа. Кроме аксолотля, неотения которого недавнего происхождения и может изучаться экспериментально, к неотеническим формам мы вправе отнести также и протея, и сирена, и всех вообще Perennibranchiata, а может быть и Derotremata.

Немногие живые стволы в участке рептилий отступают на второй план по сравнению с мощными засохшими стволами ископаемых групп. Во всяком случае оба молодых отряда—ящериц и змей—нельзя отнести к наиболее «высоким» представителям класса. У змей редукция конечностей вряд ли всецело покрывается прогрессивными приспособлениями к скользящему движению. Птицы и млекопитающие находятся в настоящее время в расцвете своей эволюционной истории. Но все же нельзя забывать, что среди Cursores исчезли самые мощные представители этой группы, как исчезли и самые крупные формы среди млекопитающих. Если правда, что птицы связаны по своему происхождению с динозаврами, то во всяком случае не с наиболее «совершенными» огромными представителями

этой группы, и развитие птиц началось с процесса некоторой редукции передних конечностей, в Cursores совсем или почти совсем исчезнувших.

Точно также и весь класс млекопитающих возник из ничтожных по своим размерам и мало диференцированных форм, совершенно терявшихся среди грандиозных представителей фауны рептилий и амфибий на пороге мезозойской эры. У нас нет данных для того, чтобы утверждать, что эти прародичи млекопитающих явились результатом регрессивной эволюции или неотении, но у нас нет и оснований отрицать такую возможность. За то, что предками млекопитающих были неотенические формы, говорит высокая пластичность, мутабильность их генотипа, позволяющая подозревать в их фенотипе большое количество неактивных, т. е. не проявляющихся в нормальном развитии генов.

В пределах истории каждого отряда млекопитающих у нас нашлось бы также немало примеров регрессивной эволюции, но в настоящей статье нет возможности на них останавливаться.

Наконец, человек. С обывательской точки зрения он, конечно, венчает процесс прогрессивной эволюции, но в этом вопросе человеку трудно быть беспристрастным. Без сомнения на такое самовозвеличивание человеку дает право высокое развитие его головного мозга, в особенности в смысле способности к образованию бесконечного числа условных рефлексов, столь резко отличающих Homo sapiens от всех других видов животного царства, не исключая так называемых «общественных» насекомых. Впрочем, мир безусловных наследственных рефлексов и инстинктов у человека исключительно беден, упрощен.

Если взять физическую природу человека во всех других отношениях, то могут возникнуть сомнения относительно всестороннего «совершенства» человеческой природы. Все-таки человек—большеголовый урод, лишенный шерсти, с очень посредственными органами чувств, не могущий использовать передних конечностей при передвижении и потому передвигающийся относительно медленно, лишенный когтей для обороны, со слабыми зубами, без хвоста. Конечно, высокое развитие мозга позволило человеку восполнить с избытком все эти недостатки своей природы, и теперь ему не нужно ни шерсти, ни зубов, ни когтей, ни быстрых ног, чтобы во всех отношениях далеко откинуть назад своих соперников в борьбе за существование. И все же по многим генам генотип человека является без сомнения упрощенным по сравнению с генотипом его отдаленных предков, и, схватившись врукопашную, человек не одолел бы ни гориллы, ни орангутана, ни даже, пожалуй, шимпанзе. Многие анатомы и биологи находят в организации человека целый ряд неотенических признаков; пропали те особенности, которые очень характерны для взрослого обезьяноподоб-



ного предка. С сравнительно-анатомической точки зрения человека приходится сравнивать с детенышами человекообразных обезьян. Как и в других случаях, неотения повлекла за собой упрощение—по крайней мере частичное—генотипа и вместе с тем перевела в запас большое количество инактивированных генов, обеспечивших высокую мутабильность человеческого типа.

* * *

В своем беглом очерке я счел необходимым особенно подчеркнуть разнообразные этапы регрессивной эволюции, рассеянные по всем группам животного царства. Эта картина приобрела бы еще большую яркость при охвате палеонтологических фактов. Какую бы группу животных, оставивших следы в палеонтологической летописи, мы ни взяли, везде мы встречаем картину гибели целых классов, когда-то процветавших и в свое время достигших высокой степени совершенства. Где те разнообразные гигантские нуммулиты, которые когда-то в огромных количествах заселяли моря и океаны? Современные Foraminifera—их эпигоны!.. Исчезли с лица земли аммониты и белемниты, и огромное количество их сложных раковин составляют значительный процент осадочных отложений мезозойской эры; современные спруты и каракатицы являются, конечно, результатом регрессивной эволюции, и только наутилус благодаря какой-то загадочной прочности своего генотипа дошел до нас. Среди позвоночных животных в каждом классе мы замечаем расцвет крупных прекрасно диференцированных групп в древних эрах и их дальнейший упадок, приводящий часто к полному исчезновению. Эти достоверные исторические свидетельства весьма углубляют наши знания относительно эволюции организмов, вследствие чего эти знания оказываются гораздо более убедительными, чем наши теории по эволюции атомов, астрономических тел и минералов, основанные исключительно на сравнительном и отчасти экспериментальном методах.

Огромное значение регрессивных процессов в эволюции животного царства не должно удивлять нас, так как это явление вытекает из применения второго закона термодинамики, т. е. общей направленности исторического процесса к переходу из сложного в простое. Милликен остроумно иллюстрировал этот закон шутливой детской песенкой про разбившееся яйцо:

Шалтай-болтай на стенке примостился,
Шалтай-болтай упал и разбился,
И все королевские кони и вся королевская рать
Не в силах снова шалтая-болтая поднять.

В научной палеонтологии эта мысль получила название «закона Долло» о необратимости регрессивной эволюции. Однако не следует понимать этого закона в том смысле, что раз регрессивный процесс начался, он не может остановиться, а непрерывно углубляется и приводит регрессирующую группу к полному исчезновению. Нет никаких теоретических препятствий к признанию того, что на любой стадии регресса эволюционный процесс может переменить свое направление и стать снова прогрессивным, но уже не по прежнему пути, а по более или менее измененному. Ведь вероятность точного повторения прежнего пути в обратном порядке ничтожно мала вследствие огромного числа возможных комбинаций. Однако современная генетика вопреки «закону Долло» не исключает возможности, что некоторые органы, исчезнувшие в результате неотении, снова восстановятся в дальнейшем эволюционном процессе, так как зачатки их сохраняются еще долгое время в генотипе в форме не проявляющихся вследствие торможения генов.

* * *

Однако, несмотря на широчайшее распространение регрессивных процессов в эволюции организмов, никто, конечно, не станет здесь на точку зрения физика Джинса и не сможет отрицать того, что общее направление эволюции организмов на земле—прогрессивное: от простого к сложному. Правда, начало палеонтологической летописи не дошло до нас, и в древнейших, содержащих уже ископаемые остатки слоях, фауна и флора оказываются очень сложными и диференцированными; правда, еще можно спорить о том, не сложнее ли мезозойская фауна ганоидов и рептилий, чем современная фауна костистых рыб, птиц и млекопитающих. Но все же ни у одного современного эволюциониста не может появиться сомнения в том, что когда-то в докембрийскую эпоху фауна и флора были бесконечно проще.

В палеонтологической истории различных животных, в особенности среди рептилий и млекопитающих, не раз возникала борьба между травоядными и хищниками, причем обе группы состязавшихся оказывались способными к прогрессивному осложнению и специализации. Естественный отбор повышал одновременно способность жертв к обороне и хищников к нападению. Травоядные постепенно увеличивались в размерах, становились сильнее, приобретали специальные орудия обороны, быстроту ног, стадные инстинкты. Но параллельно этому и хищники развивали силу и ловкость движения, могучие зубы и вооруженные лапы. На этой стадии эволюция имела без сомнения ярко выраженный прогрессивный характер. Однако в очень большом числе случаев такой прогресс в смысле морфо-физиологической диференцировки приводил к гибели высокодиференцированные формы. Очевидно, увеличение размеров не могло прогрессировать дальше определенного предела, также как и остальные специализированные особенности травоядных гигантов, и они вымирали, унося с собой всю богатую фауну и флору паразитов и нахлебников, которые строго на них специализировались, пройдя также прогрессивную эволюцию. Конечно, вслед за гигантами-жертвами вымирали и гиганты-хищники, так как не могли же они перейти на мелкую добычу. Высокая диференцировка в связи с высокой специализацией обычно сопряжена с понижением пластичности и при значительном изменении внешних условий может привести к гибели. Место в природе, освободившееся от вымиравших высокодиференцированных групп животных, занимали пластичные простые или упрощенные формы, и процесс усложнения генотипа жертв и хищников под влиянием естественного отбора начинался сызнова, иногда с тем же конечным результатом.



Таким образом, приспособленность, возникшая путем прогрессивной эволюции, часто несла с собой угрозу гибели, и при вновь создавшихся условиях регрессивные или менее специализированные формы оказывались более приспособленными и побеждали в борьбе за существование. Даже те биологи, которые стоят на точке зрения Лотси и верят в то, что все последующие генотипы являются лишь комбинацией генотипов, ранее существовавших, признавая таким образом первоначальную диференцировку основных элементов морфологических или физиологических особенностей, не станут, конечно, отрицать, что комбинации этих единиц по мере эволюции постепенно, хотя и скачками, осложнялись. А большинство современных генетиков убеждено, что гены не только комбинируются при скрещивании в более сложные системы, но и мутируют, часто упрощаясь при этом, но иногда и осложняясь.

Возможность и даже неизбежность прогрессивного элемента в эволюции организмов вытекают из следующих соображений. Среди сантильонов теоретически возможных генотипов, т. е. комбинаций постоянно мутирующих наследственных единиц, не все оказываются в одинаковой степени стойкими. Одни гены легко мутируют, как ген белой окраски глаз у дрозофилы и его многочисленные аллеломорфы, другие, наоборот, очень стойки и не дают никаких мутаций. С другой стороны, некоторые генотипы настолько прочно уравновешены, что сохраняются почти неизменными в течение миллионов и десятков миллионов лет (Nautilus, Ligula), а другие непрерывно перекомбинируются и мутируют (большинство цветковых растений, насекомые, костистые рыбы, птицы, млекопитающие). В мире атомов этому явлению соответствует различная стойкость разных

комбинаций между протонами и электронами: атомы с четным порядковым номером более прочны, чем нечетные, а из первых те, номер которых делится на 4, еще прочнее. Поэтому кислород, кремний, железо и др. оказываются более распространенными в природе, чем более простые атомы, вероятность возникновения которых должна была бы быть выше. Вероятность возникновения сложнейшего генотипа Nautilus может быть ничтожно мала в сравнении с вероятностью возникновения какой-нибудь корненожки, и тем не менее генотип Nautilus сохранился до настоящего времени, не подвергнувшись регрессивной эволюции, в то время как возникший одновременно с ним генотип корненожки может быть распался и исчез с лица земли миллионы лет назад. А близкие к наутилусу его современники с более изменчивым генотипом изменились как в сторону прогрессивной, так и в сторону регрессивной эволюции и успели создать в мезозойскую эру богатейшую разнородную фауну аммонитов и белемнитов, но почти все их генотипы оказались недостаточно стойкими за исключением немногих, которые дошли до нас, соединяя в себе, с одной стороны, признаки очень высокой диференцировки, а с другой—признаки упрощения. На основании подобных фактов мы делаем вывод, что признак стойкости может быть в равной мере свойственен как более простым, так и более сложным генотипам. Но для осложнения генотипа в эволюционном процессе требуется время, а потому естественно, что по мере продвижения вперед эволюционной истории возникают все больше и больше осложненных стойких генотипов, некоторые из которых в дальнейшем упрощаются, а другие являются исходными для дальнейшей прогрессивной эволюции или остаются неизменными.

Не надо забывать, что мир организмов отличается от мертвой природы способностью размножения, в силу которой раз возникший благодаря редкой случайности стойкий генотип получает огромные преимущества и закрепляется на долгий срок. А с другой стороны, огромные преимущества в борьбе за существование получаются в том случае, если стойкость генотипа сочетается с приспособительными особенностями генотипа. Во многих случаях приспособление фенотипа достигается и при упрощении—при неотении, переходе к паразитическому образу жизни и т. д. Но чем далее вперед подвигается эволюционная история земных организмов, тем более накопляется число сложных стойких генотипов, которые одновременно оказываются и наилучше приспособленными к окружающим условиям.

Поэтому представляется понятным, что в мире организмов, которые благодаря естественному отбору всегда являлись и продолжают являться в равной мере приспособленными к внешним условиям независимо от степени их сложности или упро-



щенности, по мере продвижения вперед эволюционного процесса и по мере увеличения общего числа видов появляется все больше и больше форм постепенно возрастающей сложности и диференциров ки. Сложность и диференцировка организмов, несмотря на частые отступления в сторону регресса, непрерывно прогрессируют. Это есть следствие статистических закономерностей, накопления с течением времени редчайших, мало вероятных комбинаций, сочетающих сложную диференцировку генотипа с его стойкостью и с достаточной приспособленностью фенотипа к внешним условиям.

* * *

В своей прекрасной книге «Вселенная вокруг нас» астроном Джинс утверждает, что нашей земле, которая существует несколько более одного миллиарда лет, более или менее обеспечено существование еще в течение биллиона и даже более лет до охлаждения или падения на солнце. В течение этого периода, в тысячу раз превышающего предшествующий период эволюции земного органического мира, процесс эволюции будет, конечно, продолжаться как в сторону вероятного регресса, так и в сторону прогресса, менее вероятного, но не менее стойкого. Есть все основания думать, что за этот огромный период органическая жизнь на земле обогатится новыми «высшими» формами, о сложнейшей морфологической и физиологической диференцировке которых никакая научная фантазия не может дать нам даже приблизительного представления.

# IV. ГЕНЕТИКА И ФИЗИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ [1]

## 1. Эволюция и эпигенезис

«Интересно проследить, как старые проблемы и противоречия вновь возрождаются в несколько измененной форме при прогрессе науки. Одной из таких вековых проблем является истинная природа развития. В восемнадцатом столетии теории «эволюции» или «преформации» противопоставлялась теория «эпигенеза». В конце девятнадцатого и в начале двадцатого века это были «мозаичное» и «эквипотенциальное» развитие, в наши дни самодиференцировка и эмбриональная индукция... После нелепостей крайней преформации пришли нелепости крайнего эпигенеза, процветавшие до самого недавнего времени, когда почти всеми эмбриологами было принято положение Дриша, будто судьба каждой части есть только функция ее положения»[2].

Я избираю в качестве введения к своему очерку эти слова знаменитого американского эмбриолога, так как мне кажется они совершенно правильно обрисовывают положение основной загадки эмбриологии, решение которой пытались найти в одной из двух противоположных, как будто исключающих друг друга теорий, причем каждая из этих двух теорий, взятая в отдельности, оказывается нелепой. Однако Конклин совершенно прав, когда говорит далее, что обе эти теории «отнюдь не противоречивы, не исключают друг друга, а, наоборот, каждая из них отчасти права».

Современная генетика ставит вне всякого сомнения, что видовые и индивидуальные особенности каждого организма имелись налицо уже в оплодотворенном яйце, из которого этот

[1] Речь при открытии первой всесоюзной конференции гистологов в Москве в январе 1934 года. Напечатана в Биологическом журнале, т. III, вып. 2, 1934, и на франц. яз. Actualités scientifiques et industrielles № 254, Editeurs Hermann et C-ie, Paris, 1935.

[2] Conklin Edwin G., Mosaic vz. equipotential development, The American Naturalist, v. 67, № 711, 1933.



организм развился. Правда, внешние условия развития могут отклонить в сторону фенотипическое проявление того или иного задатка, но только в тех пределах, в которых это допускается особенностями этого задатка, заложенными в яйце. Хромосомная теория наследственности утверждает далее, что наследственные задатки расположены в определенном порядке в хромосомах яйцевого ядра, структура которых очень близка к структуре огромных молекул. Структура комбинаций этих хромосом-молекул в зиготе предопределяет признаки развивающегося из зиготы индивидуального фенотипа как морфологические (рост, окраска, структурные особенности), так и физиологические (тип обмена веществ, темп роста, плодовитость, особенности темперамента). В этом смысле мы можем определенно утверждать, что современная генетика вполне подтверждает старую теорию преформации.

С другой стороны, не менее очевидно, что в головке человеческого сперматозоида нет ребеночка с головкой, ручками и ножками, которого рисовали на комических рисунках анималькулисты восемнадцатого столетия. Нет, конечно, и в матке беременной женщины такого расположения сосудов на «кровяном сгустке» (плаценте), которое преформировало бы ребеночка с подвернутыми ножками и прижатыми к несуществующей головке кулачками, как это рисует Яков Руф в 1554 г. Это не более как наивные схемы, пытающиеся иллюстрировать в общем правильную теорию и может быть даже, как утверждает А. Д. Некрасов, преднамеренно шаржированные, сатирические. Но схемы, модели, иллюстрирующие всякую новую теорию, очень часто бывают наивными и уже через короткое время при прогрессе науки переделываются. Еще совсем недавно модель атома в виде солнечной системы с центральным ядром и вращающимися вокруг него телесными электронами представлялась нам вполне реальной, но для физиков наших дней она кажется сильно упрощенной, почти в той же мере, насколько человек внутри головки сперматозоида далек от тех 24 хромосом, которые находятся здесь по наблюдениям современных цитологов и которые согласно воззрениям генетиков определяют индивидуальные особенности ребенка, наследуемые им с отцовской стороны.

Зигота и развивающийся из нее организм одновременно и тождественны и резко качественно различны. Между ними приблизительно то же соотношение, как между атомами водорода, гелия или кислорода, с одной стороны, и газообразным водородом, гелием и кислородом—с другой. Различия между атомами сводятся прежде всего к различию в числе и расположении электронов, блуждающих согласно модели Нильса Бора вокруг атомного ядра, а различия между газами сводятся к раз-

личиям удельного веса, термодинамическим свойствам, способностям к совершенно различным химическим реакциям. Мы не сомневаемся в том, что особенности газов возникают из различий атомных структур, но особенная пригодность гелия по сравнению с водородом для заполнения дирижаблей есть качество, принадлежащее газообразному гелию, а не его атому. Точно также морфологические и физиологические особенности человека и при том определенного, напр. Бетховена с его огромным, несомненно врожденным музыкальным талантом, являются новыми качествами, которых нет в хромосомном аппарате оплодотворенного яйца и которые постепенно выступают в течение развития. С этой точки зрения развитие есть несомненный эпигенез. Действительно, как утверждает Конклин, теории эволюции и эпигенеза не исключают друг друга; каждая из них с известной точки зрения справедлива.

Физиология развития есть наука, которая стремится уяснить в причинном порядке связь между проявляющимися в течение индивидуального развития и последовательно сменяющими друг друга новыми качественными особенностями организма. Эта молодая наука зародилась за несколько лет до возникновения генетики и в течение долгого времени оставалась совершенно независимой от последней. Хотя за четыре десятка лет своего существования физиология развития и накопила огромное количество эмпирических фактов, она до сих пор находится в несколько хаотическом состоянии, лишена руководящих теоретических установок и в значительной степени заражена витализмом с энтелехическими тенденциями. Рано или поздно физиология развития должна выйти из этого хаотического состояния. Но для этого ей совершенно необходимо поступиться своей обособленностью и принять во внимание проблемы генетики и физико-химической цитологии. Только при объединении этих трех научных дисциплин с их различными методами исследования мы сможем когда-нибудь понять, каким образом в процессе эмбрионального развития теория преформации и теория эпигенеза оказываются в равной мере справедливыми.

## 2. Процесс созревания яйца

Овоцит большинства Metazoa в начале своего роста является более или менее сферической клеткой с центрально расположенным сферическим или амебообразным ядром. Однако уже на этой стадии обычно намечается ось симметрии благодаря наличию центросомы, а затем желточного тела или других дополнительных образований в клеточном теле. Эта ось с самого начала поляризована, так что даже при шаровидной форме можно ясно различить «северный» и «южный» полюсы, по большей части называемые верхним и нижним. Позднее эта полярность становится еще более ясной благодаря неравномерному распределению желтка в растущем овоците. Иногда овоцит становится яйцевидным, на одном из полюсов или близ полюса появляется микропиле. Во многих случаях к этой биполярности еще до созревания яйца присоединяется ясная билатеральность, а затем диференцируется и третья основная ось, так что в яйце оказываются ясно выраженными правая и левая половины, спинная и брюшная стороны, задний и передний концы. Эта диференцировка яйца обычно более или менее точно преформирует все будущие оси зародыша.



Есть основания думать, что установка осей в яйце есть эпигенетическое явление, независимое от заложенного в ядре хромосомного комплекса, и определяется положением яйцевой клетки среди других клеток и тканей материнского организма. Такую же ориентировку мы замечаем в эпителиальных клетках, где она развивается в связи с физиологическими различиями наружной и внутренней сторон. Такая связь с физиологическими особенностями внешней среды ясна для овоцитов, развивающихся в яйцевых трубках у насекомых, где в овоцит направляется определенный пищевой ток от питательных клеток, помещающихся с одной стороны овоцита. Давнишние эксперименты с яйцами амфибий показали, что внешними воздействиями можно изменить ориентацию будущих плоскостей дробления, вызвав перегруппировку внутреннего материала яйца.

Яйца многих насекомых одеты более или менее твердой скорлупой, выделяемой эпителием материнского организма, которая даже после отмирания яйца или изъятия из нее яйца сохраняет правильную морфологическую структуру: ось с передним и задним концами, правую и левую половину, брюшную и спинную стороны. Однако вряд ли можно сомневаться, что и самое вещество яйца не является здесь однородной жидкостью, налитой в сосуд определенной формы, а обладает векториальными свойствами, различными в разных направлениях: яйцо уже на этой стадии представляет собой *организованную систему*.

Генетика под созреванием яйца подразумевает обычно редукционное деление. Но с точки зрения физиологии развития особенно интересен тот момент в жизни созревающего яйца, который по большей части непосредственно предшествует редукционному делению. По мере роста овоцита значительно разрастается ядро и в некоторых случаях—в крупных яйцах—достигает огромных размеров, значительно превышающих размеры ядра в клетках тела: объем ядра может увеличиться при этом в несколько тысяч раз. Когда рост овоцита заканчивается,

оболочка яйца растворяется, ядерный сок (нуклеоплазма), ядрышки и некоторые другие морфологически выраженные структуры ядра смешиваются с протоплазмой клеточного тела, и на месте прежней огромной массы ядерного вещества остается ничтожно малая по своему объему кучка хромосом. В этот момент происходит в чрезвычайно наглядной форме обмен веществ между ядром и клеточным телом, повидимому детерминирующий развитие на первых стадиях дробления. Поэтому-то я и называю этот момент созреванием яйца с точки зрения физиологии развития. Необходимо на нем остановиться подробнее.

Хромосомы ядра, готовящегося к редукционному делению, приблизительно одинаковы по своим размерам в обоих полах и по большей части мало отличаются по величине от хромосом ауксоцитов и соматических клеток. Еще не удается добиться единства во взглядах цитологов на структуру хромосомы. Есть много оснований думать, что в основе хромосомы лежит скелетная нить, определяющая внешнюю форму хромосомы, иногда извивающаяся спирально по поверхности и разбитая на отдельные диференцированные участки по своей длине (генонема). Остальная часть хромосомы заполнена колоидальным раствором типа вязкого сола или слабого жела (хромоплазма и хроматин). Должен быть налицо, конечно, и полупроницаемый поверхностный слой.

Хотя генонема (хромонема авторов) была наблюдаема и описана в немногих клетках и взгляды давших ее описание авторов расходятся между собой, я считаю, однако, возможным признать в ней основную структуру, определяющую не только внешнюю форму хромосомы, но и ее генотипические особенности. Уже несколько лет назад[1] я высказал предположение, что генотипическая основа хромосомы представляет собой молекулу, в которой сложные радикалы белкового характера связаны своими главными валентностями в длинную цепочку. В то время, когда была изложена эта гипотеза, лишь немногие химики считали возможным допустить существование таких огромных молекул. Гипотеза К. Мейера и Г. Марка, утверждавших, что молекула целлулозы имеет огромные размеры и является цепочкой, в которой радикалы $C_6H_{10}O_5$ связаны главными валентностями в один ряд, подвергалась жестокой критике и была, повидимому, оставлена. Однако позднее эта критика под влиянием новых данных замолкла, и в своих последних работах эти авторы[2] уже с полной уверенностью отстаивают свою точку зрения.

[1] Н. К. Кольцов, Физико-химические основы морфологии, Москва, Госиздат, 1929, и Biol. Zbl., 1928., см. стр. 497 настоящего издания.

[2] Мейер К. и Марк Г., Строение высокополимерных органических естественных соединений, Ленинград, Гостехиздат, 1932.



Они ссылаются, между прочим, и на мои взгляды, отмечая, что разница между размерами изучаемых ими длинных молекул и тех гораздо более сложных молекул, которые находят в хромосомах биологи, не превышает десяти раз. К такому же выводу приходит в своем недавнем обзоре К. Функе[1]. Интересно отметить, что длинные молекулы по Курту Мейеру имеют часто спиральную структуру, которая наблюдается также в хромосомах[2].

Такие генонемные молекулы или точнее пучки молекул—мицеллы—представляют, по моему мнению, стойкую форму наследственного генотипического вещества и в этом виде генотип передается от клетки к клетке, от поколения к поколению, поддерживая в то же время определенную статику хромосомы. Но для жизни и всех ее носителей характерна двойственность: соединение определенной статики с динамикой, с непрерывным обменом веществ. В генонемных молекулах обмен веществ может осуществляться без разрыва главных связей благодаря наличию боковых валентностей. Генонема может «разбухать», пропитываясь водой, причем присоединяющиеся к ней частицы воды должны раздвигать белковые радикалы, сохраняющие свою связь по главным валентностям: в этом случае длина генонемы увеличивается, и спираль может раскручиваться. Хромосома, измеряющаяся в молодом овоците немногими микронами, в ядре разросшегося овоцита может иметь уже десятки микронов в длину.

Но разбухание от присоединения воды есть лишь начало ассимиляции. Последняя происходит лишь тогда, когда осуществляется уподобление питательных веществ основной структуре хромонемной молекулы. Генонема окружена хромосомным соком, который получает питательные вещества—разнообразные обломки крупных белковых молекул, аминокислоты и нуклеиновую кислоту из ядерного сока. Под влиянием боковых валентностей генонемы эти радикалы ложатся в определенные места кристаллической решетки генонемной мицеллы и именно в те, где уже имеются такие же радикалы. Я объясню процесс ассимиляции кристаллизацией вокруг готовых затравок, происходящей в мицеллах—микроскопических кристалликах коллоидов клетки. Если такая ассимиляция происходит по всей длине генонемы, то последняя удваивается и хромосома расще-

[1] Funke K., Das Bauprinzip der hochmolekularen Naturstoffe, Protoplasma, Bd. 18, H. 2, 1933.

[2] Попытки определить молекулярный вес белковых соединений дают противоречивые результаты. Недавно было опубликовано исследование по определению молекулярного веса кровяных пигментов; автор приходит к выводу, что молекулярный вес некоторых из них превышает один миллион!

пляется. Но во время роста овоцита такого расщепления хромосом не происходит; присоединившиеся к отдельным пунктам генонем и частично ассимилированные осложненные радикалы не соединяются между собой во весь боковой ряд главными валентностями, а выходят по частям в ядерный сок. Может быть именно таким образом следует толковать появление в ядрах растущих овоцитов так наз. «ламповых щеток»—пушистых длинных нитей на месте прежних коротких и гладких хромосом. Когда процесс разрастания овоцита приходит к концу, все боковые нити и петли переходят в ядерный сок, и на месте прежней «ламповой щетки» оказывается короткая хромосома—статическая основа генотипа,—а ядерный сок обогащается сложными белковыми радикалами—генами, частями или комплексами генов. В дальнейшем поступившие в ядерный сок вещества подвергаются химической переработке: в ядре возникают легко обнаруживаемые морфологически, часто окрашиваемые зерна и нити, сильно разрастаются и диференцируются ядрышки.

Морфологи, слишком полагающиеся на химическое толкование окрашенных препаратов, приходят в некоторое смущение при объяснении ядерных структур растущих овоцитов. Хромосомы получили свое наименование от того, что окрашиваются основными красками. Но «ламповые щетки» овоцитов красятся не основными, а кислыми красками, в то время как основные краски окрашивают здесь ядрышки и другие зерна и нити. Гейденгайн назвал вещество хромосом на этой стадии оксихроматином в противоположность базихроматину обычных хромосом. С другой стороны, и генонему разные авторы считают то базихроматиновой, то оксихроматиновой, то лининовой. Я полагаю однако, что основные и кислотные свойства не принадлежат самой генонемной молекуле, т. е. не определяются ее главными валентностями, а зависят от тех или иных частиц, приставших к ее боковым валентностям, а потому легко отщепляющихся без нарушения молекулярной структуры генонемы. Поэтому внутри хромосомы генонема в одни периоды красится основными красками более резко, чем хромоплазма, а в другие остается совсем неокрашенной, ахроматиновой, и сами хромосомы то красятся, то почти теряют способность к окраске, как в «ламповых щетках». Даже такие краски, которые, как фелгеновская, считаются химическими реактивами на хроматин, в этом отношении не отличаются от обычных основных красок. Если верно, что фелгеновский метод окраски неуклонно обнаруживает тимо-нуклеиновую кислоту, но не красит на той или иной стадии генонему или хромосому, то отсюда придется заключить только то, что тимо-неуклеиновая кислота не входит в состав основной генотипической молекулы—генонемы, а



является лишь ее частым спутником, присоединяющимся к боковым связям[1].

Таким образом при созревании овоцита происходит самая интенсивная ассимиляция вещества вокруг генонемных молекул, которую мы только знаем в органическом мире. Мощные потоки белковых радикалов, соответствующих отдельным генам или их комплексам или обломкам их, образуясь вокруг хромонемных молекул, переходят в ядерный сок, а затем, когда оболочка ядра растворяется, в протоплазму клеточного тела овоцита. В это время в овоците имеется диплоидный хромосомный комплекс материнского организма, и из него протоплазма яйца получает весь свой запас генных структур. Отсюда делается вполне понятным вывод, к которому пришли многочисленные экспериментаторы с развитием гибридных яиц: на первых стадиях развитие всегда идет по материнскому типу[2]. По той же

---

[1] На фиксированных и окрашенных препаратах мейозиса у различных форм (в особенности ясно у кузнечиков Phrynotettix и др., а также у аннелиды Tomopteris, триклады Dendrocoelum, амфибии Batrahoeseps, у Lilium leopardinum и др.) описано распадение хромосом на сегменты, получившие название хромомеров, причем у обеих конъюгировавших хромосом хромомеры по своему положению и по величине совпадают. У Phrynotettix хромосомы на этой стадии имеют вид тончайших слабо окрашенных нитей с нанизанными на них на разных расстояниях каплями, ярко окрашивающимися базофильными красками. Мне кажется, что основная ахроматиновая нить представляет здесь разбухшую генонему, в ряде пунктов которой к радикалам цепи главной валентности присоединяются по боковым валентностям массы окрашиваемого вещества, которые не принадлежат таким образом к генонеме, но образуются в связи с тончайшей структурой генонемы.

Конечно, в большинстве случаев никаких внутренних структур в хромосомах подметить не удается. Но это еще не доказательство их отсутствия. Уже сама определенная форма хромосом заставляет искать тех или иных опорных скелетных образований. Ведь и поверхностных пограничных слоев мы не видим, а должны признать их существование и в ряде случаев точно устанавливаем особое расположение в них молекул. Поперечник генонемной молекулы, вероятно, очень мал и генонема принимает обнаруживаемые в микроскоп размеры лишь в том случае, если разбухает, присоединяя по боковым валентностям посторонние вещества. Впрочем, возможно, что генонема—не одиночная молекула, а целый пучок одинаковых продольных молекул, сложившихся в мицеллу.

[2] Я приурочиваю выход ассимилированных в ядре овоцита веществ к моменту растворения ядерной оболочки перед выделением направительных телец, и, конечно, здесь действительно происходит главный массовый обмен между ядром и протоплазматическим телом овоцита. Однако весьма вероятно, что подобный же обмен происходит и в течение всего роста овоцита, так как некоторые исследователи определенно говорят о выходе ядрышек и других окрашиваемых образований и в этот период. Значительное разрастание ядра кроме овоцитов мы наблюдаем также в некоторых интенсивно функционирующих клетках, как напр. в слюнных железах комариных личинок или в шелковичных железах шелкопрядов. Но эти клетки никогда не делятся, оболочка их ядер не растворяется, и все же, конечно, она пропускает ядерный сок в протоплазму клеточного тела.

причине реципрокные межвидовые или межрасовые скрещивания дают во многих случаях резко различные результаты в зависимости от того, к какому виду принадлежит яйцевая гамета.

Выделенный в протоплазму ядерный сок распределяется в яйце в согласии с предварительной ориентировкой последнего. Часть вновь поступившего вещества распределяется более или менее равномерно по поверхности. Нередко обозначаются резко оба полюса, в особенности задний, где у ряда форм (Diptera, Hymenoptera) обозначаются так наз. «оосомы», преформирующие будущие зачатковые клетки зародыша.

В поверхностном слое эктоплазма диференцируется на ряд сегментальных поясов, часто резко отличающихся друг от друга (иглокожие, асцидии, гидромедузы). Эти сегменты ясно выражены и при дальнейшем развитии яйца, обозначая определенные пояса эктодермальных клеток, т. е. как будто преформируя их появление. Иногда в эктоплазме путем соответствующих утолщений намечается и билатеральная симметрия будущего зародыша или же различие между спинной и брюшной стороной. Рейт (Reith, 1931) описывает в эктоплазме яйца муравья еще до начала дробления не только ясную диференцировку между спинной и брюшной, правой и левой сторонами, передним и задним полюсами, но кроме того пять кольцевых зон, резко обособленных друг от друга. Вся эта диференцировка эктоплазмы ясно сохраняется и после дробления, и клетки бластодермы, появляющиеся на месте эктоплазмы яйца, сохраняют ту же диференцировку по зонам, сторонам и полюсам. Повидимому, такая диференцировка эктоплазмы яйца, преформирующая будущую бластодерму, широко распространена среди насекомых: я наблюдал близкие картины в развитии партеногенетических яиц тутового шелкопряда. В тех зонах, где эктоплазма была тонкой, клетки бластодермы развиваются плоскими; там, где она наиболее толстая, возникает цилиндрический эпителий, а в зонах промежуточной толщины эктоплазмы—эпителий кубический. При этом границы между зонами бластодермы так же резки, как в эктоплазме[1].

Но диференцировка, следующая за выделением ядерного вещества в клеточное тело, не ограничивается одной эктоплазмой. Повидимому, и все остальные клеточные структуры распределяются нередко в правильной ориентации. Ядро перед выделением направительного тельца занимает определенное положение, по большей части по главной оси или близ нее на переднем конце. Соответственно ориентируются желточные зерна, хондриосомы и т. д. Уже нельзя сомневаться, что на этой стадии яйцо представляет собой организованную систему.

[1] Опыты Бовери, Лилли, Моргана и др. с центрифугированием яиц показали, что ориентировка яйца и его различных зон не вызывается распределением пигментных, желточных и других микроскопических зерен, а относится к более тонким невидимым структурам: эта тонкая ориентировка коллоидальных плазматических частиц сама вызывает распределение крупных зернистостей и может сохраниться при перемене расположения последних под влиянием центробежной силы, не действующей на мельчайшие коллоидальные частицы.



Какими же факторами определяется эта правильная согласованная организация яйца, получившего приток ядерного вещества? В протоплазме закончившего свой рост овоцита после смешения с ядерным соком наблюдается большое количество разнообразных структур и веществ. Они обнаруживают различное отношение к основным и кислым краскам, из чего можно заключить, что они имеют различные pH, а стало быть и различные электрические потенциалы. Во всякой клетке поверхность клеточного тела несет по большей части отрицательный заряд, а поверхность ядра и хромосом в периоде митоза—положительный. Различные зерна и вакуоли в тканевых клетках, какие бы названия им ни давали цитологи, могут иметь те или иные положительные или отрицательные заряды: они относятся различно к основным и кислым краскам в том числе и к индикаторам. После выхода содержимого ядра при созревании овоцита в протоплазме клеточного тела оказывается особенно много веществ, отличающихся друг от друга своей активной реакцией, а стало быть и электрическими потенциалами. Благодаря этому создается электрическое силовое поле, ориентированное согласно общему плану строения овоцита, но детализирующее и закрепляющее этот план. Если еще до созревания этот план был в существенных чертах уже намечен, преформирован, то теперь им детерминируется более сложная диференцировка, которая в свою очередь детерминирует дальнейшую диференцировку следующей стадии.

Под влиянием сложившегося силового поля в клеточном теле должны возникать определенные катафорезные токи. И. Шпек описывает эти токи в яйце Nereis[1] и костистых рыб[2] и приходит к заключению[3] (правда, отмечая его гипотетичность), что перемещения веществ внутри яйца действительно катафоретические и объясняются разницей потенциалов, так же как

[1] Spek I., Protoplasma, Bd. 9, H. 3, 1930.

[2] Spek I., Protoplasma, Bd. 18, H. 4, 1933.

[3] Следует отметить, что на объектах, исследованных Шпеком, эти передвижения яйцевого вещества отнесены к более позднему периоду—после оплодотворения и выделения направительных телец. Но последовательность этих трех процессов (равно, как и растворения ядерной оболочки) может варьировать у разных форм, и промежутки между этими стадиями очень различны.

и общая биполярная диференцировка этих яиц. К сожалению, электрические свойства клетки и ее отдельных частей лишь недавно обратили на себя внимание, и еще не выработано такой методики, которая позволила бы нам измерять с достаточной точностью разницу потенциалов между отдельными участками в силовом поле клетки. Но не подлежит сомнению, что в физиологии развития они должны играть самую важную, решающую роль.

### 3. Активация яйца к дальнейшему развитию

После того как значительная часть ядерного вещества переходит в протоплазму клеточного тела овоцита, хромосомный комплекс ядра передвигается возникшими благодаря новой разнице потенциалов токами к поверхности (полюсу) яйца и здесь готовится к редукционному делению. Последнее у некоторых форм наступает немедленно, у других—после процесса оплодотворения или активации яйца.

Для физиологии развития представляет интерес то обстоятельство, что процесс редукционного деления у некоторых форм (шелкопряды) сопровождается также выходом в протоплазму значительных количеств окрашиваемого («хроматинового») вещества. Морфологи называют этот процесс «диминуцией хроматина». Не предрешая вопроса о химической природе этого вещества, как бы стекающего с дочерних хромосом и остающегося после первого редукционного деления в теле яйцевой клетки, мы можем рассматривать этот процесс как новое обогащение яйца, вероятно, базофильными кислыми ингредиентами; в результате этого могут установиться новые разницы потенциалов или усилиться уже существовавшие ранее. Равновесие нарушается снова и дается толчок к дальнейшему развитию яйца.

Для процесса развития характерно то обстоятельство, что он в некоторые моменты нуждается в толчках—иногда внутренних, иногда внешних. Процесс развития временами приостанавливается, и наступает диапауза, напр., перед оплодотворением или в течение жарких, соотв. холодных месяцев (яйца тутового шелкопряда и других насекомых), в период между кладкой яйца и началом насиживания у птиц; сюда же можно отнести сезонные периоды остановки развития половых органов и вторичных половых признаков. Прототипом для всех этих форм диапаузы может служить диапауза между моментом созревания яйца (в смысле выхода ядерных веществ в клеточное тело) и процессом оплодотворения и вообще активацией.

Значение процесса оплодотворения для физиологии развития нам стало понятным лишь после того, как удалось овладеть методикой искусственной активации яйца. Мы знаем теперь, что вывести зрелое яйцо из стадии диапаузы мы можем обыкновенно самыми различными методами, заменяющими естественное осеменение. В одних случаях для этого достаточно подействовать несколько минут или секунд повышенной температурой или уколоть яйцо, вообще подействовать на него механически; в других случаях диапауза прерывается от изменения осмотического давления, от воздействия кислотами, щелочами, солями и другими химическими веществами. При этом наблюдается полная аналогия с раздражением нервной, мышечной, пигментной или железистой клетки. Очевидно и физико-химический механизм воздействия во всех этих случаях одинаков: яйцо представляет собой раздражимую клетку, которая на всякие внешние физико-химические воздействия на поверхностный слой отвечает одной определенной реакцией—единственной, на которую яйцо в данный момент способно, т. е. (в ряде случаев) митотическим делением ядра и выделением направительного тельца или же (в других случаях) распадением на два первых бластомера. Физиологически при этом происходит резкое повышение кислородного обмена, в некоторых случаях скачкообразное изменение pH, изменение проницаемости и других коллоидально-химических особенностей. Возникают снова передвижения яйцевого вещества, направляемые, повидимому, напряжениями вновь перезаряженных силовых полей.

К уже имевшейся ранее налицо ориентировке яйцевой субстанции прибавляются новые моменты: обозначаются места выделения первого и второго направительных телец и место внедрения сперматозоида: в некоторых случаях (яйца Nereis по Юсту) эти пункты играют также роль в дальнейшей ориентировке.

В голобластических яйцах отцовское и материнское ядра после часто сложных передвижений, обусловленных, очевидно, также разницей потенциалов, сходятся (сливаются) в самом центре яйца или по его главной оси ближе к одному из полюсов. Отцовское ядро до первого дробления, повидимому, не вступает в обмен с протоплазматическим телом оплодотворенного яйца, и только центросомы, митохондрии и другие клеточные элементы, проникшие в яйцо вместе с ядром сперматозоида, могут привносить некоторые особенности отцовского генотипа. Поэтому не приходится удивляться тому, что при гибридном оплодотворении первые стадии дробления проходят почти всецело по материнскому типу и лишь после ряда ядерных делений, каждое из которых сопровождается выходом ядерного сока в протоплазму, начинают проявляться гены отцовского комплекса.

В известных экспериментах Лилли над развитием аннелиды Chaetopterus удалось задержать деление зиготного яйцевого ядра. Тем не менее несмотря на отсутствие деления ядра про-

цесс диференцировки тела оплодотворенного яйца не остановился. Зоны, намечавшиеся в момент оплодотворения, под влиянием токов, возникших в протоплазме, перемещались, занимая место, соответствующее нормальной эктодерме и энтодерме: вместо бластоцеля возникли вакуоли. В результате развивалась «одноклеточная бластула», похожая на трохофору, с ресничками на поверхности. Однако эта гаструла была неполной, уродливой, и развитие ее вскоре прекращалось. Очевидно, что разница потенциалов силового поля, имевшаяся налицо в момент оплодотворения, постепенно сглаживалась и к концу развития устанавливалось необратимое равновесие. Такие органы, как рот, анус, апикальный орган, мезодерма, никогда не появлялись в одноядерной гаструле: в момент оплодотворения они еще не были преформированы в яйцевой протоплазме, и для их детерминации требовались какие-то новые разницы потенциалов, какие-то новые вещества, которые должны были поступить из ядра, но не поступили, так как последнее не делилось, не теряло своей оболочки и не обогащало протоплазмы новыми порциями богатого генами ядерного сока. Впрочем, некоторое количество составных частей диплоидного ядра могло все же поступать в протоплазму, но, очевидно, оно было недостаточно для полной нормальной диференцировки трохофоры.

## 4. Дробление яйца

При неравномерном дроблении уже одно из первых делений приводит к возникновению различных явно преформированных бластомеров, дальнейшая судьба которых в развитии очевидно предопределена. Но при равномерном дроблении бластомеры долгое время сохраняют одинаковую величину и кажутся равноценными клетками подобно «куче шаров» по выражению Дриша. Поэтому Конклин еще в 1897 г. установил два типа дробления яйца—«детерминированный» и «недетерминированный». Однако благодаря дальнейшим исследованиям и в значительной степени благодаря работам самого Конклина все более и более суживался круг форм, дробление которых можно было бы считать действительно равномерным и недетерминированным, и постепенно складывалось убеждение, что и здесь уже в неоплодотворенном яйце преформированы участки, развивающиеся впоследствии в зародышевые листки.

Уже первое деление в таких яйцах часто преформирует вполне точно правую и левую половины будущего зародыша. Это доказано классическими опытами Ру с яйцами лягушек, в которых при механическом повреждении одного бластомера из другого неповрежденного бластомера развивается половинный зародыш. В кажущемся противоречии с этим опытом стоят



позднейшие эксперименты (Шпеман), показавшие, что при полном удалении одного из двух первых бластомеров или при осторожной перешнуровке яйца амфибий на этой стадии можно получить из каждого бластомера цельный двусторонне-симметричный зародыш. Очевидно, однако, что при такой методике происходит перегруппировка протоплазматических структур и полюсов силового поля. Если яйцо до дробления было окружено периферической зоной измененной протоплазмы, то каждый бластомер сохраняет только полузону—правую или левую,—и при механическом повреждении одного из бластомеров другой сохраняет неизменной только свою полузону, а потому дает лишь половину зародыша. Если же бластомеры осторожно освобождаются друг от друга—механической перетяжкой или, напр., путем перенесения яиц морского ежа в воду, лишенную извести,—то поверхностная полузона каждого бластомера успевает распространиться на всю окружность ошаривающегося бластомера, который естественно развивается после этого в цельный зародыш: весьма вероятно, что отрицательный электрический заряд, характеризующий обычно наружную поверхность яйца[1], распространяется при такой операции на всю свободную поверхность. Так объясняются классические опыты Дриша, которыми он пытался доказать «омнипотентность» бластомеров[2].

---

[1] Dan Katsuma, Electrokinetic studies of marine ova, J. of Cell. a. comp. Physiol. v., 1934.

[2] Р. К. Миракель опубликовал недавно в виде открытого письма к Г. Дришу любопытную статью под заглавием: «К доказательству витализма» (Biol. Ztrbl., 11—12, 1933). Сам убежденный виталист, он критикует, однако, основные экспериментальные доказательства Дриша в пользу «автономии жизни». Как известно, Дриш считает невозможным объяснить с точки зрения каузальной причинности тот прочно установленный им факт, что если разделить на отдельные бластомеры 8-клеточную (точнее 4-клеточную) морулу морского ежа, из каждого бластомера развивается цельный маленький зародыш. Яйцо не может быть по Дришу уподоблено машине, потому что «странной была бы машина, которая во всех частях остается такою же цельной машиной».

Миракель совершенно справедливо указывает на то, что в этом опыте каждый обособленный бластомер перестраивается снова по типу цельного яйца. Для сравнения он приводит шарообразную каплю масла, которую можно разделить на две части или высосать из нее пипеткой часть содержимого, и все же каждая часть превратится в такой же шарик, как первая капля, только помельче. Автор резко подчеркивает, что сравнение с каплей приводится им лишь как поверхностная аналогия, но мне кажется, что эта аналогия—более глубокая. Когда мы обособляем один из бластомеров морулы морского ежа, он прежде всего вместо более или менее сдавленной принимает шарообразную форму, и это на основании тех же физических законов капиллярности, как и капля масла в аналогичном опыте. При этом резко меняется все силовое поле: поверхность бластомера получает повсюду одинаковый потенциал—капиллярноактивный или электрический. И поскольку общий химический характер цитоплазмы бластомера еще мало изменился в этом случае по

На прекрасных рисунках Ретциуса (1914), изображающих только что разделившиеся бластомеры Gobius niger, мы видим охватывающие все пространство между центросферами и поверхностью бластомеров радиальные лучи: обе системы билатерально симметричны, так как границе между дочерними бластомерами соответствуют не свободные, как на наружных поверхностях, а переплетающиеся между собой лучи обеих систем. В тех случаях, когда ядро при дальнейшем дроблении оказывается лежащим не в самой середине бластомера, а эксцентрично, поля действия вокруг обеих сфер оказываются различными, и происходит неравномерное деление. Расположение ядра и сфер вызывается в этом случае различием силовых полей в каждой половине бластомера, и неравномерное деление в свою очередь определяет различное вещественное содержание обоих дочерних бластомеров, а стало быть и дальнейшую диференцировку их силовых полей. И здесь, как на всех других этапах развития, мы видим, что определенная стадия преформируется предшествующей и детерминирует еще более сложную диференцировку последующей стадии.

В тех случаях, когда первая плоскость дробления не соответствует плоскости, делящей план строения яйца на две симметричные половины, а пересекает ее под прямым углом, оба первых бластомера оказываются уже различными — может быть не по величине и не по форме, а по внутреннему строению, по распределению материалов. Наиболее эффектно это сказывается в развитии яйца лошадиной аскариды. Здесь, как известно, из превосходных работ Бовери, различие между первыми двумя бластомерами резко сказывается в реорганизации ядра. Уже до дробления имеется, повидимому, некоторая диференцировка протоплазмы, соответствующая двум первым бластомерам и преформирующая их будущую судьбу. Хотя по внешности оба эти бластомера очень похожи друг на друга, но их различие резко сказывается при подготовке к следующему делению.

---

сравнению с яйцом до дробления, а ядерный состав также остался тем же самым, естественно, что дальнейшая судьба обособленного бластомера должна быть в общем той же.

Такое же толкование Миракель придает и трем остальным основным опытам Дриша: с восстановлением нормального дробления несмотря на изъятие куска протоплазмы, при перестановке бластомеров на ранней стадии развития и при слиянии в одно целое двух морул. Во всех этих случаях по мнению Миракеля можно удовлетвориться каузальным объяснением реституции нормального развития несмотря на резкое экспериментальное воздействие. В дальнейшем Миракель пытается все же найти в опытах Дриша указание на то, что каузальное объяснение их недостаточно, и требует непременно объяснения виталистического. Но для моего слабого материалистического ума все эти туманные попытки автора остаются совершенно невразумительными.



Бластомер, который дает впоследствии эктодерму зародыша, при подготовке к следующему делению производит диминуцию ядра: значительная часть хроматина переходит в протоплазму, а каждая из двух больших хромосом распадается на множество мелких хромосом; второй же бластомер сохраняет прежнюю структуру с двумя большими хромосомами. Теперь диференцировка, едва намечавшаяся ранее[1], становится исключительно резкой, и к прежнему состоянию ядро бластомера, проделавшего диминуцию, возвратиться, конечно, уже не может. Мы видим здесь определенный качественный скачок, который, вероятно, встречается часто в процессе развития, но редко выражен с такой наглядностью.

Так как в двусторонне-симметричном яйце есть только одна плоскость симметрии, то второе и третье деления яйца должны быть уже ассиметричными. Это действительно удается доказать в большинстве исследованных случаев, хотя бы по величине и форме бластомеры казались нам одинаковыми. Ошибочные данные Дриша об омнипотентности бластомеров иглокожих вплоть до стадии бластулы были опровергнуты более поздними работами Реннстрома, Херстадиуса и Плау, показавших, что уже вторая плоскость дробления делит зародыш на две несимметричных и неровных половины и что на самом деле и здесь с самого начала дробление идет по мозаичному типу. По отношению к другому объекту Дриша—ланцетнику—то же самое было доказано работами Серфонтена и Конклина.

У лучистых животных как во взрослом организме, так и в зрелом яйце имеется несколько плоскостей симметрии, а в связи с этим число плоскостей дробления, делящих яйцо на симметричные бластомеры, увеличивается. Или может быть наследственной особенностью яйца ктенофор, связанной с какими-то физико-химическими структурами протоплазмы, является то, что веретена трех первых дроблений лежат здесь все в одной экваториальной плоскости, так что все восемь первых бластомеров оказываются лучисто симметричными. Эта особенность может обусловливаться одной или немногими парами аллеломорфных генов. Как известно, яйцо ктенофор издавна считается типичным примером ясного мозаичного дробления. Изъятие из яйца одного из восьми бластомеров влечет за собой недоразвитие одного из восьми радиусов симметрии у взрослого животного. Причина такой преформации бластомеров в значительной степени разъяснена работой Шпека (1926[2]), подошедшего к разрешению про-

---

[1] Что диминуция хроматина предопределяется заранее особенностями протоплазмы, убедительно доказывают опыты Бовери с ди- и полиспермическими яйцами.

[2] S p e k J., Archiv für Entw.-Mech., 107.

На прекрасных рисунках Ретциуса (1914), изображающих только что разделившиеся бластомеры Gobius niger, мы видим охватывающие все пространство между центросферами и поверхностью бластомеров радиальные лучи: обе системы билатерально симметричны, так как границе между дочерними бластомерами соответствуют не свободные, как на наружных поверхностях, а переплетающиеся между собой лучи обеих систем. В тех случаях, когда ядро при дальнейшем дроблении оказывается лежащим не в самой середине бластомера, а эксцентрично, поля действия вокруг обеих сфер оказываются различными, и происходит неравномерное деление. Расположение ядра и сфер вызывается в этом случае различием силовых полей в каждой половине бластомера, и неравномерное деление в свою очередь определяет различное вещественное содержание обоих дочерних бластомеров, а стало быть и дальнейшую диференцировку их силовых полей. И здесь, как на всех других этапах развития, мы видим, что определенная стадия преформируется предшествующей и детерминирует еще более сложную диференцировку последующей стадии.

В тех случаях, когда первая плоскость дробления не соответствует плоскости, делящей план строения яйца на две симметричные половины, а пересекает ее под прямым углом, оба первых бластомера оказываются уже различными — может быть не по величине и не по форме, а по внутреннему строению, по распределению материалов. Наиболее эффектно это сказывается в развитии яйца лошадиной аскариды. Здесь, как известно, из превосходных работ Бовери, различие между первыми двумя бластомерами резко сказывается в реорганизации ядра. Уже до дробления имеется, повидимому, некоторая диференцировка протоплазмы, соответствующая двум первым бластомерам и преформирующая их будущую судьбу. Хотя по внешности оба эти бластомера очень похожи друг на друга, но их различие резко сказывается при подготовке к следующему делению.

---

сравнению с яйцом до дробления, а ядерный состав также остался тем же самым, естественно, что дальнейшая судьба обособленного бластомера должна быть в общем той же.

Такое же толкование Миракель придает и трем остальным основным опытам Дриша: с восстановлением нормального дробления несмотря на изъятие куска протоплазмы, при перестановке бластомеров на ранней стадии развития и при слиянии в одно целое двух морул. Во всех этих случаях по мнению Миракеля можно удовлетвориться каузальным объяснением реституции нормального развития несмотря на резкое экспериментальное воздействие. В дальнейшем Миракель пытается все же найти в опытах Дриша указание на то, что каузальное объяснение их недостаточно, и требует непременно объяснения виталистического. Но для моего слабого материалистического ума все эти туманные попытки автора остаются совершенно невразумительными.



Бластомер, который дает впоследствии эктодерму зародыша, при подготовке к следующему делению производит диминуцию ядра: значительная часть хроматина переходит в протоплазму, а каждая из двух больших хромосом распадается на множество мелких хромосом; второй же бластомер сохраняет прежнюю структуру с двумя большими хромосомами. Теперь диференцировка, едва намечавшаяся ранее[1], становится исключительно резкой, и к прежнему состоянию ядро бластомера, проделавшего диминуцию, возвратиться, конечно, уже не может. Мы видим здесь определенный качественный скачок, который, вероятно, встречается часто в процессе развития, но редко выражен с такой наглядностью.

Так как в двусторонне-симметричном яйце есть только одна плоскость симметрии, то второе и третье деления яйца должны быть уже ассиметричными. Это действительно удается доказать в большинстве исследованных случаев, хотя бы по величине и форме бластомеры казались нам одинаковыми. Ошибочные данные Дриша об омнипотентности бластомеров иглокожих вплоть до стадии бластулы были опровергнуты более поздними работами Реннстрома, Херстадиуса и Плау, показавших, что уже вторая плоскость дробления делит зародыш на две несимметричных и неровных половины и что на самом деле и здесь с самого начала дробление идет по мозаичному типу. По отношению к другому объекту Дриша—ланцетнику—то же самое было доказано работами Серфонтена и Конклина.

У лучистых животных как во взрослом организме, так и в зрелом яйце имеется несколько плоскостей симметрии, а в связи с этим число плоскостей дробления, делящих яйцо на симметричные бластомеры, увеличивается. Или может быть наследственной особенностью яйца ктенофор, связанной с какими-то физико-химическими структурами протоплазмы, является то, что веретена трех первых дроблений лежат здесь все в одной экваториальной плоскости, так что все восемь первых бластомеров оказываются лучисто симметричными. Эта особенность может обусловливаться одной или немногими парами алleломорфных генов. Как известно, яйцо ктенофор издавна считается типичным примером ясного мозаичного дробления. Изъятие из яйца одного из восьми бластомеров влечет за собой недоразвитие одного из восьми радиусов симметрии у взрослого животного. Причина такой преформации бластомеров в значительной степени разъяснена работой Шпека (1926[2]), подошедшего к разрешению про-

---

[1] Что диминуция хроматина предопределяется заранее особенностями протоплазмы, убедительно доказывают опыты Бовери с ди- и полиспермическими яйцами.

[2] Spek J., Archiv für Entw.-Mech., 107.

блемы с точки зрения коллоидной химии. Рассматривая живое оплодотворенное яйцо Beroe в темном поле с параболоидконденсором, он убедился в совершенно исключительных оптических свойствах их поверхностного слоя, получающего при этих условиях изумрудно-зеленую окраску. Шпек объясняет происхождение этой окраски оптическими свойствами ультрамикроскопических коллоидальных частиц, вероятно, с определенной ориентировкой по отношению к поверхности. В зрелом яйце этот слой покрывает всю поверхность совершенно равномерно и, повидимому, находится в состоянии жела. Но при первом дроблении он переходит в легко подвижный сол, и под микроскопом можно заметить в нем определенные токи в связи с процессом деления яйца: автор объясняет это диференцировкой поверхностного натяжения, т. е. разницей потенциалов, которые, конечно, могут быть и не электрического характера. В некоторые моменты замечаются скопления изумрудного вещества в определенных пунктах разделяющей яйцо складки, но когда деление заканчивается, эти скопления расплываются снова ровным слоем по наружной поверхности обоих одинаковых (симметричных) бластомеров. Совершенно так же происходят два следующих деления, и возникают восемь почти одинаковых бластомеров, размещающихся кольцом и соответствующих восьми лучам взрослой ктенофоры. Некоторая двусторонняя симметрия яйца и восьмиклеточной стадии стоит в связи с двусторонней симметрией взрослых ктенофор, выраженной и здесь одновременно с лучистой симметрией.

Так как масса изумрудной эктоплазмы не увеличивается несмотря на значительное увеличение поверхности, а с другой стороны, повидимому, изменяются ее коллоидальные свойства (вязкость), эктоплазма уже не обтекает всей наружной поверхности каждого из восьми бластомеров, а собирается на его конце. В связи с этим следующее деление бывает уже неравномерным: изумрудное вещество почти целиком отделяется в микробластомеры (конечно, с ядром и некоторым количеством неокрашенной протоплазмы), а огромные по сравнению с микробластомерами макробластомеры оказываются почти лишенными изумрудного вещества. Таким образом, на стадии 8 и 16 бластомеров уже совершенно определенно обозначены 8 лучей ктенофоры—4 правых и 4 левых. Вполне понятно, что удаление одного из этих восьми сегментов должно повлечь за собой выпадение соответствующего радиуса в дальнейшем развитии.

На этом удачном объекте видно, что лучистая симметрия не преформирована в структуре зрелого яйца в форме каких-либо восьми пунктов. Было бы слишком грубым упрощенчеством ожидать такой материальной преформации. Преформация здесь динамическая: структура яйца только предопределяет, что после



троекратного дробления яйца в одной плоскости возникают условия для проявления восьмилучевой симметрии. Это одновременно и эволюция и эпигенез.

Есть еще один тип дробления, на котором следует остановиться: спиральный, широко распространенный в животном мире. Здесь, так же как у ктенофор, в зрелом яйце намечается обычно трехосный план строения, и после оплодотворения образуется розетка из четырех (а не восьми) одинаковых, но несколько наклоненных по отношению к оси и удлиненных бластомеров. В связи с этим их четыре веретена дробления располагаются под углом к оси, и на следующей стадии четыре бластомера одной розетки помещаются в промежутках между бластомерами другой розетки. Такие же наклонные к оси веретена возникают и в этих восьми бластомерах и в следующих. В результате получается спиральное расположение бластомеров, иногда правое (по ходу стрелки часов), иногда левое. Возможно, что и этот сложный спиральный тип дробления определяется лишь немногими парами аллеломорфных генов. Один ген определяет положение первых двух веретен дробления в той же плоскости, как самое первое веретено оплодотворенного яйца, а другой (или другие) ген определяет наклонное положение последующих веретен. В этом отношении особенно интересен для нас случай, когда у прудовика Lymnaea rubella в одном и том же виде встречаются генотипы, характеризующиеся или правой, или левой спиральной раковиной. Дробление яйца у этих генотипов идет соответственно по правому или левому спиральному типу. Здесь уже при первом делении яйца различие между обоими типами выражено достаточно резко положением веретен. Весьма вероятно, что правый и левый типы намечены здесь уже в неоплодотворенном яйце, так как они обнаруживаются уже в относительном расположении обоих направительных телец. Гибридологический анализ показывает, что этот признак определяется одной парой аллеломорфов (Крамптон, 1932)[1], причем правый характер спирали определяется доминантным, а левый—рецессивным геном. Мать, гомозиготная по рецессивному гену, сама может иметь правую спираль (так как овоцит, из которого она развилась, мог быть и гетерозиготным), но все ее яйца развиваются по левому типу, хотя бы они были оплодотворены спермиями гомозиготного правоспирального отца. Это показывает, что генотипические особенности мужского ядра еще не действуют на этой стадии. С другой стороны, в противоположность мнению Плате, Филипченко и др. мы видим здесь доказательство того, что самые основные при-

---

[1] Crampton H. E. a. Lowther F. de L., On the heredity of the mode of coil in bihelical Lymnaea. Science, 76.

*знаки плана строения* организма могут явиться результатом действия одного гена.

Каково именно влияние этого гена на структуру яйца, мы конечно не знаем. В качестве *гипотезы* я могу высказать предположение, что тот или иной тип дробления определяется здесь наличием в протоплазме яйца правого или левого оптического изомера какого-нибудь органического вещества, причем это вещество выходит из яйцевого ядра при созревании яйца, образуясь *предварительно в связи* с соответствующими генами хромосомного аппарата овоцита. Отсюда можно вывести, что оба гена данной пары аллеломорфов являются оптическими изомерами по отношению друг к другу.

В ряде случаев эмбриологи весьма тщательно изучили судьбу *каждого бластомера при* неравномерном дроблении, в особенности спирального типа, и связали мозаику яйца с мозаикой зародыша. Иногда эта мозаичность настолько прочно закреплена еще в яйце, что при экспериментальном изъятии того или иного бластомера совершенно выпадает тот или иной зачаток личинки из взрослого организма. Но в других случаях нормальное развитие может восстановиться, так как на место удаленного бластомера становятся соседние. Это различие зависит очевидно от того, насколько прочно установлено силовое поле в яйце, главные или второстепенные центры затронуты операцией и в каком состоянии—жидкого сола или твердого жела—находятся в яйце те колоидальные вещества, распределение которых определяет силовое поле[1]. Конклин, установивший в 1897 г. классификацию типов развития на «детерминированный» и «недетерминированный», в настоящее время отказывается от этого различия, считая все яйца более или менее детерминированными. Но для него попрежнему остается правильным положение, что «каждое яйцо подчинено своим собственным законам» в смысле большого разнообразия степени детерминации.

### 5. Образование зародышевых листков и органов

В течение дробления процессы диференциации в яйцевой протоплазме находятся под генетическим контролем главным образом тех ядерных веществ, которые были выделены диплоидным материнским ядром в момент созревания. Отсюда ясно преобладание материнской наследственности на ранних стадиях развития гибридного яйца в опытах Годлевского и др. Но

[1] В тех случаях, когда яйцо до дробления ясно детерминировано, нередко описывается очень сложное распределение веществ по его поверхности, позволяющее думать, что и ультрамикроскопические структуры здесь также преформированы (яйцо асцидий по Конклину, 1931 и Дальку, 1932).



этого запаса генетических ядерных веществ в протоплазме хватает лишь на короткое время: при отсутствии деления зиготного ядра развитие, как было отмечено выше, идет неправильно, неполно и через некоторое время затухает. Отсюда можно заключить, что для нормального развития необходимо поступление в протоплазму новых порций ядерного вещества, что и обеспечивается *при каждом делении ядер*, когда оболочка ядра растворяется и ядерный сок вместе с ядрышками и другими компонентами выходит в протоплазму. Эти ядерные вещества являются продуктами ассимиляции генонем зиготного ядра, и только с того момента, когда они попадают в протоплазму, на развитие начинает *влиять отцовский генотип*.

Здесь перед нами встают три вопроса: 1) чем обеспечивается развитие яйца как целого с того момента, когда оно уже разделено на отдельные участки—бластомеры? 2) чем обусловливается диференцировка зародышевых листков и основных органов? 3) в какой мере и каким образом внешние условия могут влиять на развитие? Обсудим их по порядку.

1. По нашему представлению активированное (например путем оплодотворения) яйцо представляет собой силовое поле, в разных пунктах которого поддерживается та или иная меняющаяся в течение развития разница потенциалов[1]. Эти потенциалы—прежде всего электрические, но могут быть и иные: механические, капилярные, дифузионные, гравитационные, температурные или химические. Так, уменьшение проницаемости в каком-либо пункте поверхности влечет за собой механические токи воды из разных пунктов, которые поддерживаются некоторое время реакциями обмена веществ. Такие частью механические или дифузионные, частью катафоретические токи воды и взвешенных в ней частиц и целых клеток констатированы во многих случаях на разных стадиях и без сомнения играют важную роль в процессе развития. Границы между клетками представляют для них некоторую, однако неполную, преграду, и токи особенно развиваются, когда возникает полость бластулы и другие полости, наполненные жидкостью со взвешенными в ней коллоидами

[1] *Естественно, что в каждой части силового поля наблюдаются* «градиенты» с напряжением, постепенно убывающим в направлении от одного потенциала к другому, как это устанавливает теория Чайльда. Я избегаю *обозначений «организационные поля»*, так как в это понятие может быть вложен виталистический смысл, между тем как термин «силовые поля» употребляется здесь в чисто физическом смысле, как например «магнитные поля». С другой стороны, теория градиентов Чайльда есть аналитическая теория, между тем как развиваемая здесь теория силового поля подчеркивает целостный характер развития яйца как «единого целого». Чайльдовские градиенты являются лишь элементами, из которых слагается «силовое поле», и последнее есть нечто большее, чем ряд отдельных слагаемых.

Само силовое поле не разрывается, а только осложняется, дифе-
ренцируется благодаря установлению межклеточных границ.
В нем имеются главные центры с высокой разницей потенциалов,
центры второй, третьей и т. д. степени[1]. От каждого центра по
направлениям, определяемым всем силовым полем, распро-
страняются соответствующие градиенты. В эксперименте при
удалении тех или иных центров—бластомеров или их групп—
или же при вставке новых центров силовое поле не разрывается
какой-либо дырой или щелью, а остается цельным, только более
или менее изменяется. Если при этом нарушены центры низших
порядков, то под влиянием главных центров основной план
силового поля может восстановиться. Если же их восстановле-
ние (регенерация) почему-либо невозможно, то измененное сило-
вое поле вызывает уклонение дальнейшего развития от нормы
и получается уродливый результат, однако не теряющий своего
целостного характера. Современные биологи употребляют именно
эти методы удаления и пересадки отдельных частей силового
поля, чтобы по степени и форме нарушения развития судить
о значении этого центра. Я полагаю однако, что в ближайшем
будущем будут широко поставлены непосредственные измерения
электрических потенциалов в различных частях развивающегося
яйца, и тогда самое понятие силового поля примет конкретный
физиологический характер. Мы уже теперь имеем возможность
усиливать разницу потенциалов в тысячи и миллионы раз, и этой
методикой пользуются для разрешения физиологических про-
блем, измеряя например электрические потенциалы в различных
участках мозговой коры живого организма. Яйцо лягушки или
курицы является без сомнения превосходным объектом для таких
измерений, и я надеюсь, что пройдет немного лет и мы будем
иметь в своем распоряжении точные карты изменений электри-
ческого силового поля развивающихся яиц и зародышей,
может быть даже отдельных бластомеров. Особенно интересно
было бы определить электрические заряды в области откры-
того Шпеманом «главного организатора» в губе бластопора
у амфибий. Мне представляется, что это только наиболее важ-
ный комплекс центров силового поля гаструлы, который оказы-
вает доминирующее влияние на дальнейшее развитие в течение
некоторого периода.

[1] Конечно силовое поле гаструлы не магнитное поле. Но если мы по аналогии сравним его с магнитным полем, в котором действуют подковообразные магниты резко различных размеров и силы, то шпемановскому организатору будут соответствовать один или несколько наиболее мощных магнитов. Чтобы сделать эту аналогию более наглядной, следует представить себе эти магниты перемещающимися и меняющими свою мощность с постепенным ходом развития. Магнитные потенциалы этой модели следует только заменить электрическими, механическими, химическими и т. п.



У высших животных целостность организма поддерживается двумя способами: во-первых, нервной системой, во-вторых, химическим путем, гормонами. Нервной системы в яйце еще нет, но связи между отдельными бластомерами поддерживаются через посредство межклеточных мостиков, которые могут играть принципиально ту же самую роль, как и нервы, передавая раздражения и вызывая реакции в соседних клетках и во всем яйце. Уже самое соприкосновение двух клеток друг с другом по некоторой части поверхности является раздражителем для каждой из них и вызывает в каждой ту или иную ответную реакцию.

С другой стороны, гормональное воздействие путем выделения отдельными клетками химических веществ, которые действуют определенным образом на другие клетки, может в настоящее время считаться доказанным и повидимому возникает на очень ранней стадии. Последние работы Хольтфретера, Шпемана, Мангольда и др.[1] по индукции нервной трубки амфибий в эктодерме путем воздействия определенных химических веществ являются блестящим доказательством участия гормонов в развитии. В нормальных условиях эти индуцирующие гормоны выделяются, повидимому, мезэнтодермальной тканью, непосредственно соприкасающейся с эктодермой, которая способна реагировать на гормоны образованием мозговой трубки. В условиях эксперимента живая мезентодерма может быть заменена высушенной или так или иначе денатурированной. Гормональное значение действующих в этих условиях химических веществ нисколько не нарушается тем, что подобное же воздействие оказывают и другие мертвые ткани. Вполне возможно, что в ближайшее время мы научимся изготовлять точно такие же химические индукторы и синтетическим путем, как приготовляем адреналин. Ведь и последний изготовляется в организме вероятно не только в надпочечниках, но в меньшем количестве и в некоторых других клетках.

Само собой разумеется, что и нервные и гормональные воздействия, исходя из определенных центров, участвуют в образовании силового поля, обладая определенными градиентами распространения. Но реакции, которые ими вызываются, зависят от состояния реагирующих на них клеток и органов на данной стадии развития: один и тот же гормон в определенный момент может вызвать в каком-либо участке зародыша резкую реакцию, а на другой стадии никакой реакции не вызывает. Гормон, индуцирующий нервную пластинку, повидимому широко распространен в разных тканях и в разных возрастах зародыша, но свое индуцирующее действие он может проявить только на определен-

[1] Naturwissenschaften, 1932, русский перевод в «Успехах соврем. биологии», 1933.

ной стадии. Возможно, что этот гормон не что иное, как ген, обломок гена или комплекс генов, выделяемых в цитоплазму при каждом *делении ядер* развивающегося организма. Эту особенность важно отметить и поставить в связь с той же особенностью некоторых гормонов, например, половых или гипофизарных, которые *действуют лишь на* определенные *ткани*, начиная с определенного возраста.

2. Диференцировка зародыша вызывается тем, что каждая клетка, особенности которой *определяются ее структурой* и ее положением в силовом поле, при делении распадается на две клетки, иногда неравной величины и различной структуры, которые попадают в разные силовые поля и соответственно новому положению в силовом поле изменяют свою структуру *и способность* к дальнейшим реакциям. Иногда уже одно из двух первых делений, но особенно часто третье, бывает резко неравномерным, причем в большой клетке оказывается и более крупное ядро. *Наиболее эфектный случай* неравномерного деления при развитии мы видим в процессе почкования телобластов или верхушечных клеток у аннелид. Здесь огромная рано обособляющаяся верхушечная клетка *последовательно отцепляет* от себя клетки меньших размеров, располагающиеся в один продольный ряд. При этом наблюдается очень большая разница в размерах ядра верхушечной клетки и клеток, от нее отпочковавшихся, соответственно закону о соотношении между размерами ядра и протоплазмы. Если бы удалось измерить электрические потенциалы на двух противоположных концах телобласта по оси деления, то весьма вероятно разница между этими потенциа*лами оказалась бы особенно значительной; внутри общего силового* поля зародыша каждый телобласт представляет свое собственное частное силовое поле, постепенно изменяющееся при почковании сегментальных клеток.

Следует помнить, что хромосомные комплексы во всех клетках развивающегося организма в общем одинаковы. Случай диференцировки ядерного аппарата у лошадиной аскариды и другой, описанный С. Л. Фроловой, случай возникновения тетраплоидных ядер в трахейных клетках и октоплоидных в клетках ректальных желез у двукрылых или ядерное деление у Sciara после пятого дробления яйца как редкие исключения только *подтверждают общее правило*. Это однообразие хромосомных комплексов в течение всего развития является чрезвычайно важной особенностью; несмотря на постепенную диференцировку протоплазмы структур различных клеток в ядрах всех клеток остаются до самого конца развития одни и те же носители характерного для особи генотипа, хотя размеры ядер в широких пределах варьируют. Если хромосомные молекулы остаются во всех клетках неизмененными, то нет основания думать, чтобы



процесс ассимиляции вокруг этих молекул в промежутках между делениями качественно изменялся, хотя возможно, что благодаря особенностям обмена веществ в клеточном теле в ядро попадают разные количества веществ, необходимые для удвоения хромосом и для *передачи избытка синтезированных* («кристаллизовавшихся» вокруг хромосомных мицелл) химических комплексов в протоплазму клеточного тела. Поэтому *возможно, что состав ядерного сока, выделяемого в протоплазму* при каждом клеточном делении, оказывается в разных клетках несколько различным, и это ведет к дальнейшей диференцировке протоплазмы, а стало быть и к изменению дальнейших реакций дочерних клеток в силовом поле.

Следует отметить, что хотя число хромосом и их общая форма в метафазах всех клеточных делений остаются как правило одинаковыми, но длина и толщина хромосом в разных клетках нередко оказываются различными, оставаясь типичными для этих клеток. Так как носители генотипа—хромосомные молекулы—остаются при этом, повидимому, неизмененными, мы можем говорить здесь об изменении физико-химических особенностей «фенотипа» хромосом. Изменения вязкости, поверхностного натяжения и других физико-химических констант проявляются *в изменении кроссинговера и частоты транслокаций и вообще* хромосомных абберации под влиянием рентгеновских лучей и температуры. Такие изменения должны также сказаться и на процессе хромосомной ассимиляции и также влекут за собой нарушение обмена между ядром и клеточным телом, а стало быть и дальнейшую диференцировку.

Морфологи, изучающие экспериментально процесс развития, главными факторами диференцировки считают детерминацию и индукцию. С точки зрения, которая здесь развивается, детерминированность каждого бластомера, каждого зародышевого листка и зачатка, каждого органа определяется двумя моментами: во-первых, накопившимися за предшествующее время развития особенностями химического состава и структуры, а стало быть и предопределенными формами дальнейших реакций *и, во-вторых, местом положения данного зачатка в силовом поле.* Если зачаток иззлекается со своего нормального места и культивируется либо изолированно, либо на другом месте силового поля зародыша, то детерминированность этого участка в большей или меньшей степени ослабевает, и его собственное силовое поле перестраивается. Остается неизменной та часть детерминированности, которая связана с более или менее прочным изменением структуры.

Индукция слагается также из двух моментов. Дальнейшее развитие каждого более или менее детерминированного участка яйца индуцируется, с одной стороны, общим силовым полем,

а с другой—по преимуществу непосредственно прилегающими участками силового поля, которое действует тигмотаксически и путем выделения тех или иных гормонов. Так, слабо детерминированный зачаток передней конечности амфибий, будучи пересажен на другое место силового поля близ задней конечности, может развиться в заднюю конечность под влиянием изменения общего силового поля, хотя нет оснований полагать, что гормоны, выделяемые здесь, качественно отличаются от гормонов, индуцирующих переднюю конечность. С другой стороны, опыты Хольтфретера показали, что введение мертвого индуктора в новую недетерминированную заранее область силового поля гаструлы амфибий может вызвать здесь развитие нервной трубки и даже целой головы с глазами. Так как судьба каждого экспериментально измененного зачатка зависит от сложной комбинации трех различных факторов: степени его предварительной структурной детерминации (самодиференцировка), индуцирующего влияния общего силового поля и индуцирующего воздействия со стороны близлежащих участков, то дальнейшую судьбу его часто очень трудно заранее предвидеть при переходе от одного вида к другому и даже от одной особи к другой и в пределах одной особи от одного опыта к другому. Это особенно ясно видно в опытах по пересадке или удалению зрительной чаши у различных амфибий, дающих весьма различные результаты в зависимости от видовых особенностей и от возраста зародыша.

Конечно, в силовом поле развивающегося яйца и зародыша нет участков, которые мы могли бы назвать исключительно организаторами или исключительно индуцируемыми: в каждом участке выражены обе функции, только в разной пропорции. Это положение непосредственно вытекает из самого понятия об едином, но расчлененном силовом поле. Хрусталик индуцируется зрительной чашей, но в свою очередь является организатором стекловидного тела, ретины и других частей глаза (опыты Бекуиса, 1927, и Гаррисона, 1929).

Если, сняв предварительно эктодерму с переднего конца зародыша хвостатых амфибий, где помещается мощный организатор, прикрыть его эктодермальным слоем с брюшной поверхности яйца лягушки, то все же под влиянием организатора образуется рот, однако построенный в значительной степени по типу бесхвостых амфибий. Таким образом и здесь чужая эктодерма, недетерминированная для образования рта, индуцируется хозяйским организатором и в то же время сама индуцирует мезодермальные зачатки хозяина в сторону особенностей, свойственных ее виду. Это и не может быть иначе, если мы в цельном силовом поле на место одного слабого участка перенесем из другого силового поля участок аналогичный, но не тождественный и также довольно слабый.



Диференцировка, наблюдаемая при развитии яйца, есть диференцировка и осложнение силового поля. Вначале в силовом поле яйца имеется очень ограниченное количество полюсов с разными потенциалами, постепенно с течением развития возрастающее, причем полюсы низшего порядка подчиняются полюсам высшего порядка. Материально это распределение диференцирующих полюсов связывается с осложнением структуры яйца.

Простейшие силовые поля могут существовать и в жидкой среде, требуя непрерывной затраты энергии на поддержание разницы потенциалов. Но более сложные и сохраняющиеся на длительный срок непременно требуют участия твердых структур, сопротивляющихся изменению формы. Гравитационное силовое поле фонтана определяется уровнем питающего резервуара, но диференцируется в зависимости от формы выходных отверстий, при осложнении которой фонтан может принять очень сложную, причудливую форму. Зрелое яйцо—также простое силовое поле, и при шарообразной форме оно могло бы состоять преимущественно из жидкой протоплазмы с жидкими включениями. Соприкосновение с наружной средой вызывает прочную ориентировку поверхностных мицелл. По Шпеку поверхностный коллоидальный слой находится в состоянии жела высокой вязкости, стало быть является твердой структурой. Расположение непарных органов: ядра, центросомы, желточного тела и пр. намечает продольную ось яйца и тем самым осложняет силовое яйцевое поле, тем более что на поверхности этих органов мицеллы также соответственно ориентированы. Уже на этой стадии силовое поле при всей своей относительной простоте является достаточно сложным: гравитационным (распределение желтка и других включений), электрическим и полем различных факторов капилярной активности. Если извне, как в яйцах многих насекомых, к яйцу прилегает твердая оболочка, то сюда присоединяется также силовое поле механического давления.

Но большая часть протоплазмы на ранних стадиях развития яйца и бластомеров остается в состоянии легко подвижного сола, в особенности в периоды деления клеток. Однако при дальнейшем развитии мало-по-малу возникают все новые и новые твердые скелетные образования, которые закрепляют расположение первичных и вторичных центров силового поля и внешнюю форму зародыша. В некоторых случаях эти скелетные образования пропитываются известью—иглы у личинок иглокожих. Но еще большее распространение имеют волокнистые образования, состоящие, повидимому, из длинных белковых мицелл—молекул, как волокна соединительной ткани и шелка: очень часто эти скелетные волокна остаются невидимыми в живом состоянии.

Основываясь на своих опытах с влиянием механического натяжения на направление роста фиброцитов в натянутых пленках плазмы, Вейсс (1933[1]) дает объяснение тому факту, что при развитии перекладин костного вещества и других соединительнотканных опорных образований эти последние имеют «целесообразное» направление, наиболее обеспечивающее прочность по отношению к имеющимся налицо натяжениям. Приспособляя объяснения Вейсса к развиваемым здесь взглядам, мы можем сказать, что натяжения, развивающиеся между центрами силового поля в протоплазме яйца, его бластомеров и внутренней межклеточной коллоидальной среды зародыша, вызывают здесь определенную ориентировку субмикроскопических мицелл. В согласии с этой ориентировкой происходит рост и движение бластомеров, фагоцитов и других клеток; внутри самих клеток ориентированные по направлению натяжения части могут перейти из состояния сола в состояние жела. Тогда возникает прочное скелетное образование—волокно или пластинка,—закрепляющее положение потенциалов силового поля. После того, как силовое поле изменится и разница потенциалов исчезнет, исчезнет и ориентировка свободно подвижных мицелл, но скелетные волокна могут сохраниться некоторое время или до конца развития в виде прочной диференцировки зародыша.

Пока протоплазма или ее отдельные участки находятся в состоянии сола, на поддержание разницы потенциалов в силовом поле требуется конечно затрата энергии, покрываемая обменом веществ. При остановке обмена разница потенциалов сглаживается и наступает необратимое равновесие—смерть. Но затрата энергии на поддержание формы значительно сокращается и, может быть, сводится даже к нулю, когда возникают твердые скелетные образования—волокна, иглы. Вряд ли самые ревностные защитники «формативной энергии» считают необходимым, чтобы и на поддержание формы прекративших рост игол плутеуса затрачивалась энергия, а между тем эти иглы принимают самое деятельное участие в закреплении силового поля развивающегося зародыша. Присутствие твердого фибрилярного скелета, повидимому, необходимо для перехода зародыша на стадию анабиотической диапаузы. Здесь общий план строения силового поля может сохраниться и без затраты энергии на поддержание разницы потенциалов. В физиологии развития, как и в общей физиологии взрослого организма, необходимо всегда иметь в виду физику не только жидкого, но и твердого состояния вещества.

В то время как в эпителиально расположенных экто- и энтодерме закрепляется, главным образом, поверхностный слой, со-

[1] W e i s s, The American Naturalist, v. 67, № 711.



прикасающийся с наружной средой, особенно сложные и диференцированные скелетные образования возникают в мезодермальных клетках, определяя здесь прочное—хотя и временное—расположение силовых центров. Возможно, что именно поэтому мезодерма позвоночных животных признается большинством исследователей главным индуктором развития. В ней так прочно закреплено силовое поле, что даже при отсутствии эктодермы мезодерма обладает способностью самодиференцировки. В прекрасном опыте Хольтфретера (1933[1]) с искусственной экзогаструлой амфибий после отслоения эктодермы, теряющей при этом способность к дальнейшему развитию, мезодерма вместе с эктодермой продолжает развиваться и дает сложную, хотя, конечно, не полную личинку с сомитами, нефридиями, жаберными выростами и пр. Отсутствие в силовом поле центров эктодермы сказывается, главным образом, в ненормальном вывернутом наружу расположении клеток кишечника, а также, конечно, в отсутствии нервной системы и связанных с нею зачатков.

Было бы однако совершенно неправильным считать эктодерму лишенной детерминирующей способности. Ей принадлежит исключительно важная роль в развитии нервной системы, которая является столь могучим детерминатором на поздних стадиях развития и у взрослых форм. Эта детерминирующая функция растет по мере развития тончайших скелетных образований. На ранних стадиях нервное возбуждение распространяется через жидкие свободно подвижные и может быть непостоянные межклеточные мостики, причем это распространение сопровождается повидимому, катафоретическими токами и ориентацией по направлению тока мицелл постепенно возникающего нерва. Ряды мицелл закрепляются мало-по-малу в прочные нервные фибрилы, состоящие из жела высокой эластичности. Некоторые цитологи, не желающие верить в существование структур, неразличимых нашими методами микроскопического исследования, отказываются признавать существование нервных фибрил в осевом цилиндре. Но современные методы микроскопирования, в особенности живых мельчайших структур, еще настолько несовершенны, что неправильно верить только тому, что можно увидать своими глазами. Как в области молекулярной и атомной физики, здесь приходится придавать важное значение теоретическим заключениям. А с теоретической точки зрения представляется совершенно абсурдным думать, что в течение всей жизни могут сохраниться жидкие, легко подвижные связи, соответствующие безусловным или условным рефлексам[2].

[1] J. H o l t f r e t e r, Roux Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 49, H. 4, 1933.

[2] У низших животных с высоко развитой регенеративной способностью, точно так же как и у растений, группа мало диференцированных клеток зародыша или взрослого организма может, сложившись в почку,

3. Процесс развития подобно всем другим физиологическим процессам может протекать лишь при определенных условиях, к которым исторически приспособилось данное яйцо. Как и в других физиологических процессах, внешние условия определяются очень точно, и малейшее уклонение от нормы ведет к резкому нарушению правильного развития и к гибели яйца. В других же случаях яйцо может приспособиться к существенным изменениям внешних условий. Мы знаем, что яйца многих рыб развиваются только при низких температурах и гибнут при повышении температуры выше 5—10°. Наоборот, толчком к развитию яйца курицы служит повышение температуры до 37—38°, и такая же температура необходима для их дальнейшего развития. Само собой разумеется, что повышение температуры в последнем случае является не причиной, а только условием развития.

Другими условиями развития являются определенное осмотическое давление, ионный состав, в частности pH окружающей воды, обеспеченный газовый обмен и т. д. И здесь сколько-нибудь значительные уклонения от нормы, как показали впервые блестящие эксперименты Гербста, приводят к резким уродствам и гибели зародыша.

Для развивающегося растения огромное значение имеет наружное гравитационное и световое силовое поле, которое определяет направление роста стебля и корня, а также боковых почек и воздушных корней. Гравитационный фактор наружной среды играет также решающую роль в регенерации и бесполом размножении у сидячих, в особенности колониальных животных. Из химических факторов внешней среды огромное морфогенетическое значение во всех случаях имеет положение источников кислорода и углекислоты во внешнем силовом поле.

Значение механического давления со стороны яйцевой оболочки демонстрируется тем замечательным опытом Хольтфретера с экзогаструлой амфибий (1933), который был отмечен

дать начало новому зародышу, сходному с тем, который развивается из яйца. Так, у асцидии Clavellina почки состоят по Бриен-Гаважу (1927) из эктодермального чехла и группы мезенхиматозных «индиферентных» клеток; и тем не менее конечный результат их развития совпадает с результатом развития яйца, которое у асцидий по наблюдениям Конклина (1913) и Далька (1932) даже до оплодотворения оказывается более ясно детерминированным, чем у большинства других животных. Гаррисон (Harrison, The American Naturalist, v. 67, № 711, 1933) считает это явление особенно загадочным. Но ведь как бы то ни было, яйцо асцидий имеет сравнительно простое силовое поле и возможно допустить, что силовое поле почки, состоящее из эктодермы и мезенхимы, при известных наследственно-закрепленных условиях оказывается подобным силовому полю яйца. Приходится только допустить, что эктодерма обладает здесь высокой способностью индуцировать, а мезенхима легко реагирует на индукции.



выше. В этом опыте яйца освобождались от оболочки и помещались в воду с несколько повышенным осмотическим давлением. В результате гаструляция не могла произойти, энтодерма не впячивалась, значит определенное давление является необходимым условием для процесса инвагинации. Силовое поле резко изменялось, задерживалась диференцировка эктодермы из-за отслаивания индуцирующей обычно нервную систему спинной стенки гаструлярной полости, кишечные стенки получали расположение, обратное норме, и в мезодермальных органах, лишенных связи с неразвившейся нервной трубкой, наблюдались различные аномалии и недоразвитие.

Влияние внешней среды особенно резко сказывается при переносе обособленного участка яйца в условия изолированного развития в какой-либо посторонней питательной среде, например, при посадке кусочка зародыша цыпленка на аллантоис или кусочков зародыша амфибий в полость тела и в полость выпущенного глаза молодой личинки. Опыты Куше (1929), Бауцмана (1929) и Хольтфретера (1931) показали, что при этих условиях получаются совершенно неожиданные, разнообразные диференцировки. Это понятно, так как под влиянием посторонней, необычной среды оторванные от нормального силового поля участки должны в большей или меньшей степени перестроиться.

Накопляющиеся в течение развития влияния внешней среды приводят к тому, что при совершенно одинаковых генотипах фенотипы оказываются резко различными. Это в особенности полно констатировано для многих генотипов дрозофилы, у которой едва ли не большинство генов проявляется в фенотипе мухи совершенно различно в зависимости от определенных внешних условий. Но вообще нет таких организмов, для которых экспериментальная проверка не показала бы изменяющего воздействия внешней среды на развитие.

Хотя физиология развития и ставит свои собственные проблемы, но в значительной степени она может быть названа *феногенетикой*.

### 6. Влияние отдельных генов на развитие

По самому характеру генетических исследований мы можем наблюдать фенотипное проявление преимущественно таких генов, которые влияют на сравнительно второстепенные внешние признаки, главным образом расового, не видового характера. Отсюда у некоторых генетиков сложилось даже убеждение, что вся менделевская наследственность, связанная со структурой ядра, охватывает только такие наследственные особенности, которые имеют недавнее происхождение и ограничиваются пределами вида. В противоположность этому все то, что закреплено

и наследственной основе до *распадения рода на виды*, заложено будто бы в особенностях протоплазмы, а не ядра, и никакому *менделевскому расщеплению не подлежит.*

Неправильность этой точки зрения доказывается, однако, *хотя бы тем отмеченным* выше фактом, что самый план строения организма прудовика—правая или левая спиральность—определяется одной парой аллеломорфных генов при первом же дроблении. С другой стороны, изученные до сих пор летальные гены обнаруживают свое действие уже на ранних стадиях развития. К сожалению, нам до сих пор еще очень мало известно о фенотипическом проявлении летальных генов у Drosophila melanogaster. Изучение развития этой мухи, генетический анализ которой проведен полнее, чем какого бы то ни было другого организма, до сих пор едва затронуто, но не подлежит сомнению, что в ближайшем будущем оно даст нам *в высшей степени важные для физиологии развития* результаты. Мы знаем только, что летальные генотипы дрозофилы *погибают на определенных стадиях развития: одни, вероятно,* еще в яйце, другие на стадии личинки, третьи в стадии куколки или перед самым выходом из кокона. Наиболее интересно было бы проследить действие леталей, останавливающих развитие уже на первых стадиях: вероятно, они резко изменяют все силовое поле и детерминацию зародышевых листков и первых зачатков органов, характеризующих не только данный вид, но и отряд, класс и даже тип. У позвоночных животных, развитие которых легче поддается изучению, до сих пор нам известно лишь небольшое количество летальных генов. Широкое применение рентгенизации, без сомнения, значительно увеличит число леталей, останавливающих развитие на самых ранних стадиях. Такие гены, конечно, и без искусственного воздействия встречаются в большом количестве у всех обычных опытных животных, включая млекопитающих, но исследователь редко сталкивается с ними, так как они губят зародыш раньше появления его на свет. Таких летальных зародышей *у мышей и кур надо искать* в специально поставленных опытах, чтобы убедиться в самом их существовании. Невыход значительного процента цыплят из яйца приписывается обыкновенно не летальности генотипа, а ненормальным условиям инкубации или же отсутствию оплодотворения, так как яйцо, остановившееся на начальных стадиях дробления, может быть при грубом осмотре принято за неоплодотворенное. Еще легче пропустить без внимания летали, убивающие зародыш млекопитающих на ранней стадии.

Наиболее полно нам до сих пор известно развитие цыплят, гомозиготных по отношению к летальному гену, который в гетерозиготном состоянии вызывает появление коротконогости



(creeper). Развитие этих яиц изучено Ландауэром (1932[1]). Гомозиготные по отношению к этому летальному гену эмбрионы редко развиваются долее трех суток, и около этого времени сказывается значительное замедление развития по сравнению с нормой и с гетерозиготами, тоже обнаруживающими некоторое замедление. Первые признаки этого нарушения темпа развития Ландауэр *замечает уже через тридцать шесть часов после на*чала инкубации, но возможно, что они выражены уже и ранее. В редких случаях, когда развитие продвигается долее трех суток, наблюдается значительная диспропорция частей—сильное недоразвитие задних конечностей.

Когда в протоплазму яйца попадает ядерное вещество из ядра дробления, этим уже вносится, повидимому, какой-то энцим, замедляющий процессы обмена. По мере деления последующих генераций ядер количество этого энцима нарастает и наконец доходит до некоторого порога, за которым его действие сказывается уже резко и при дальнейшем нарастании ведет к полной остановке и к гибели зародыша. У гетерозиготных эмбрионов действие этого энцима ослабляется наличием его антагониста—*нормального гена, но наличие доминантного замедлителя* все-таки сказывается и выражается замедлением развития особенно *тех частей, которые начинают закладываться после того,* как накопление замедляющего энцима дошло до некоторого порога.

Интересно, что повидимому сходный ген встречается и у млекопитающих, в частности у человека, где он, по мнению Ландауэра, приводит к ахондроплазии.

Гены роста, повидимому, имеют такой же характер ускорителей, соотв. замедлителей развития. Кэстль и Грегори (1929[2]) исследовали развитие крупной и мелкой расы кроликов. До стадии бластулы разницы в величине зародыша у обеих рас еще не замечается. Но на этой стадии накопление ускоряющих, соотв. замедляющих развитие энцимов доходит до порога, за которым деление клеток в бластулах крупной расы ускоряется по сравнению с мелкой расой.

Можно было бы привести еще несколько примеров действия генов как ускорителей, так и замедлителей скорости развития: *некоторые из них влияют на рост всего зародыша, другие*—только на рост отдельных органов. Интересно отметить, что *в ряде случаев эти гены проявляют* свое действие лишь в течение одной определенной, иногда очень короткой, «критической» для них стадии развития и могут быть, по крайней мере, отчасти подавлены внешними условиями, напр. повышением или понижением температуры, действующими антагонистически по отно-

---

[1] Landauer W., J. of Genetics, 25, 1932.

[2] Castle W. E. a. Gregory P. W., J. Morph.—Physiol., 48, 1929.

шению к замедляющим или ускоряющим рост энцимам. Из того факта, что хромосомные комплексы во всех ядрах клеток развивающегося организма, повидимому, одинаковы, приходится заключить, что и ядерные вещества, выделяющиеся в протоплазму при каждом клеточном делении, тоже по всей вероятности в течение всего развития и во всех клетках одинаковы. Таким образом специализация действия генных энцимов объясняется не тем, что эти энцимы выделяются только в определенный момент и в определенном месте, но тем, что только в определенный момент и в определенном месте находятся условия для осуществления этой реакции.

Следует ожидать, что для выяснения процесса фенотипического проявления генов в развитии большую роль сыграет глубокий анализ феногенетики глаза дрозофилы. До сих пор этот вопрос затронут только поверхностно. Нам известно большое количество генов, влияющих на развитие этого органа. Один из них определяет внешнюю форму глаза и величину его (eyless bar), другие—более тонкую структуру, количество и величину глазных фасеток, свойства поверхности глаза и покрывающих его щетинок, относительные размеры отдельных клеток, из которых состоят омматиды, и, наконец, особенно большое количество генов—целые серии множественных аллеломорфов—действует на окраску глаза. Глубокий анализ окраски должен расчленить проявление этого суммарного признака в ряде элементарных физиологических процессов.

Основную роль в окраске глаза играют, конечно, те два (или три) пигмента, которые найдены в глазу дрозофилы. Красный и желтый пигменты находятся в виде пигментных зерен—хроматофоров, вероятно, предобразованных неокрашенными гранулами. Количество и распределение этих гранул в разных генотипах различно. По наблюдениям Е. И. Балкашиной красные пигментные зерна расположены в проксимальных частях пигментного слоя омматиды, но иногда также и в дистальных, где вытесняют желтые зерна. Может ли одна и та же бесцветная гранула развиться и в желтый и в красный хроматофор, неизвестно, но весьма вероятно физико-химические условия образования того и другого фермента различны. Для образования пигмента в гранулах необходимо наличие хромогена и одного или нескольких энцимов. При этом весьма вероятно, что характер энциматозной реакции определяется физико-химической средой и прежде всего pH и содержанием ионов Ca и др. Кроме того на общую окраску глаза должны влиять степень прозрачности роговицы и стекловидного тела: помутнение или утолщение этих прозрачных сред может резко отразиться на общей окраске глаза.

Когда будет выяснена роль различных генов в этих разнообразных физиологических процессах, генетика и физиология



развития окажутся тесно сближены и мы, может быть, поймем физико-химическую природу действия отдельных генов. По отношению к пигментации цветка у львиного зева такая работа в значительной степени уже проделана (Онслоу, 1925, и др.), а замечательные работы Оксфордской школы проф. Р. Робинсона по химии антоцианов позволяют рассчитывать на дальнейшее углубление химико-генетического анализа окраски цветов.

Также интересен анализ окраски шерсти у грызунов, проведенный Райтом (1919, 1927), который пытается связать определенные энциматозные реакции пигментообразования с теми или иными генами. Получается такое представление, что вещества, образующиеся в ядре в связи с определенными генами, выделяясь в протоплазму, функционируют здесь как энцимы, вызывая соответствующую реакцию. В данном случае это реакция часто местного характера, не выходящая за пределы определенных клеток. Это доказывается нередким наличием в глазу дрозофилы соматических мутаций, когда одна или несколько омматид благодаря измененному генному составу в их клетках резко выделяются своей окраской от окружающих омматид.

В других случаях, однако, энзиматозные или гормональные продукты генов действуют извне на тип развития некоторых клеток, причем собственный генотип последних как будто не принимает участия в их диференцировке. Мы имеем основание думать, что у раздельнополых животных первичные половые клетки являются обоеполыми, хотя они и резко отличаются по гомо- или гетерозиготному составу своих хромосомных комплексов. У самок птиц первичные половые клетки дают начало яйцам, в то время как в правом яичнике они останавливаются в развитии. Но если у цыпленка удалить левый яичник, то из правого развивается семенник со сперматозоидами (Кру, 1923). Отсюда мы заключаем, что развитие первичных половых клеток в клетке мужского или женского пола определяется не их собственным кариотипом, но генотипом всего организма, клетки которого, и прежде всего клетки, окружающие в половом зачатке первичнополовые клетки, выделяют тот или иной гормон (энцим), направляющий развитие индиферентных первичных половых клеток в определенном—мужском или женском—направлении. В этом отношении первичнополовые клетки не отличаются от клеток тела, образующих зачатки вторичных половых признаков. И эти последние, будучи строго детерминированы по своему кариотипу, могут иметь ту или иную судьбу в зависимости от индукции со стороны всего силового поля зародыша в целом (по крайней мере у позвоночного животного). Эксперименты с воздействием гормонов на передиференцировку пола у позвоночных животных показывают, что главным индукционным фактором здесь является действительно гормонный баланс. С другой

стороны, генетические работы Р. Гольдшмита, Кабриджеса и др. с определением пола у насекомых обнаруживают, что в этом случае решающая роль принадлежит генному балансу. Отсюда ясно, что существует самая тесная связь между генами и гормонами, являющимися, повидимому, химическими производными генов, а может быть и самими генами или обломками их. Разница между насекомыми и позвоночными сводится, вероятно, к тому, что у первых продукты генов детерминируют развитие первичнополовых клеток, как при развитии глаза или общей пигментации, а у позвоночных—путем ряда промежуточных реакций, охватывающих разные органы и ткани развивающегося организма: эндокринные железы, первичнопочечные дериваты, перитонеальный эпителий и пр.

### 7. «Биогенетический закон»

С первого взгляда может показаться, что «биогенетический закон», установленный сравнительной анатомией и эмбриологией, имеет мало отношения к проблеме связей между генетикой и физиологией развития. Это, однако, не так, и мы увидим, что только эти два более новых течения в состоянии устранить некоторые ошибки, лежащие в основе «биогенетического закона».

Еще Аристотель утверждал, что в индивидуальном развитии организма признаки более общего характера проявляются ранее, чем более специфические. Эта точка зрения в XIX веке была развита более подробно Меркелем, фон Бером и Ч. Дарвином. Э. Геккель придал ей форму законченного «биогенетического закона», которым он и его последователи широко пользовались при своих генеалогических эволюционных построениях: для него «онтогенез повторяет филогенез» с той лишь оговоркой, что онтогенез может осложняться различными «ценогенетическими» модификациями.

В XX веке многие эмбриологи и сравнительные анатомы подвергали критике этот «закон» и вносили в него существенные поправки. Однако наиболее существенной критике этот «закон» может быть подвергнут с точки зрения именно генетики и физиологии развития.

Главной логической ошибкой сравнительных анатомов и эмбриологов, поддерживавших всецело «биогенетический закон», было убеждение, что процесс эволюции происходит в порядке приспособления взрослых форм к изменяющимся условиям внешней среды: будто бы только индивидуумы, ведущие самостоятельный образ жизни, ведут борьбу за существование с другими особями и с внешними условиями, поэтому, преимущественно по отношению ко взрослым особям и проводит свою работу естественный отбор. Какие-либо изменения, новообразования могут или приставляться к последним стадиям развития, и тогда лишняя филогенетическая стадия прибавляется на своем месте к онтогенезу в самом конце его, или же эти изменения вставляются на более ранней стадии развития, и в этом случае получается «ценогенетическое нарушение биогенетического закона».



К этому основному совершенно неправильному положению присоединяется еще другая ошибка. Полагают, что органы развивающегося организма начинают функционировать только после того, как он вступает в самостоятельный образ жизни. Напротив, закладки органов в зародыше лишены функции. Поэтому только функционирующие органы взрослого организма подлежат естественному отбору. Сэджвик[1] присоединяет ко взрослым формам также личинок, ведущих самостоятельный образ жизни, так как и у них органы функционируют в определенной внешней среде, и изменения их могут быть отметены или закреплены естественным отбором. Но эта оговорка лишний раз подчеркивает ошибочное утверждение, что зачатки органов в яйце не несут никакой функции.

В противоположность этому Гарстанг[2] совершенно правильно указал, что естественному отбору подлежат не только взрослые организмы и личинки, ведущие самостоятельный образ жизни, но весь цикл развития каждого индивидуума на всех его стадиях, начиная от зиготы.

Согласно основным положениям генетики именно в зиготе возникают наследственные изменения—мутации или комбинации,—которые в большей или меньшей степени сказываются на всех стадиях развития, на всех физиологических особенностях этих стадий.

Если бы наши методы химического и морфологического анализа клетки и бластомеров были более точны и, по крайней мере, приближались по точности к далеко не совершенной методике химического и морфологического анализа взрослого организма, то мы, без сомнения, на каждой стадии развития мутировавшей зиготы замечали бы такую же степень отклонения от нормы, как у взрослого организма. На самом деле изменения взрослого организма мы видим ясно, а на ранней стадии совсем не замечаем различия в строении зародыша между разными особями одного вида и даже группы видов—семейств, классов.

Одним из самых эффектных примеров проявления «биогенетического закона» является развитие хорды у позвоночных. Только у наиболее древних групп позвоночных хорда функционирует во взрослом состоянии, а у громадного большинства она

---

[1] Sedgwick, Qu. J. micr. Sc., 1894.
[2] Garstang, J. Linn Soc., 1922.

во взрослом состоянии вытесняется почти без остатка. Но нет такого позвоночного, у которого хорда не закладывалась бы на ранней стадии развития. Выходит как будто, что хорда остается здесь в виде бесполезного остатка—реминисценции о филогенезе.

Однако это не так. Мы, конечно, ничего не знаем о том, в каком виде возникла хорда *у предков современных Chordata* и какое было ее первоначальное назначение. Вполне возможно, что первая функция хорды была отнюдь не скелетной. Мне кажется весьма вероятным, что генная мутация, послужившая толчком *для возникновения* первого зачатка хорды, вызывала только некоторое изменение силового поля в крыше гастральной полости на ранней стадии зародыша. Возможно, что в первое время другой функции—скелетной—зачаток хорды еще долго не получал, но он уже при самом своем возникновении должен был сказаться на дальнейших сменах силового поля зародыша, и его первоначальной функцией могла быть индукция развития нервной трубки назад от головного мозга. Если это так, то мы должны будем признать, что основная функция зачатка хорды сохранилась неизменной в развитии всех позвоночных и почти не изменила своего места в эмбриогенезе. В дальнейшей эволюции под действием новых генов функция эмбрионального зачатка хорды изменялась, но замечательно, что она почти у всех позвоночных *при разнообразных изменениях оставалась в первую* очередь онтогенетической, т. е. всегда прежде всего детерминировала следующие стадии развития. Только в немногих группах—Acrania, Cyclostomata, некоторые Pisces—хорда сохраняется *у взрослой особи, получая новую функцию скелетного органа*. Зато развитие перепончатого, хрящевого и затем костного скелета, без сомнения, только индуцируется хордой, которая постепенно вытесняется в течение индивидуального развития новыми тканями.

Ясно, что такой эмбриональный зачаток, как хорда, представляет собой тончайший механизм, точнее целую серию сменяющих друг друга в связной последовательности механизмов. Естественно, что она не может выпасть из развития, не расстроив его окончательно. Ген, который вызывал бы выпадение хорды из развития, был бы, без сомнения, летальным геном, так как он останавливал бы развитие и нервной трубки, и скелета, и, вероятно, образование сомитов.

Другим органом, приводимым обычно в качестве яркого примера «биогенетического закона», являются жаберные щели позвоночных. И здесь мы также не знаем первоначальной функции зачатков тех энтодермальных и эктодермальных складок, которые привели к образованию жаберных щелей у Chordata, но весьма вероятно, что при своем первом возникновении они были



еще не жаберными щелями, а какими-то преходящими изменениями силового поля зародыша, которые сказывались на детерминации всего переднего конца развивающегося организма. Мы знаем, что такие важные органы, как жаберные дужки и сосуды, нервные плакоды, головные ганглии, ряд желез внутренней секреции и пр., *развиваются в связи с жаберными щелями*. Отсюда ясно, что в тех случаях, когда жабры утрачивают свою функцию органов дыхания, они не могут совершенно выпасть из развития, так как в таком случае выпали бы и все индуцируемые ими органы.

Разница между хордой и жабрами заключается не в том, что хорда—более древний, а жаберные щели—более молодой зачаток, а в том, что гены хорды выявляются и, вероятно, при самом возникновении своем всегда выявлялись на очень ранней стадии развития, детерминируя силовое поле зародыша по всей его длине, в то время как зачатки жаберных щелей детерминируют только ограниченный участок на переднем конце силового поля и их гены выявляются во всех случаях на более поздней стадии.

Функция всех вообще зачатков органов—детерминация определенных участков силового поля зародыша на той или иной стадии онтогенеза. Функционирование этих зачатков во взрослом состоянии особи представляет собой часто лишь вторичное явление, и оно нередко может исчезнуть безболезненно для вида,—например, при неотении,—но участие в детерминации развития держится очень стойко долгое время после того, как окончательная функция исчезла. Вот почему и создается впечатление, что органы, когда-то функционировавшие у предков современных организмов во взрослом состоянии особи, у их потомков наблюдаются лишь в виде зачатков на более или менее ранних стадиях развития. Отсюда и выводится обыкновенно далеко не точное *заключение, что онтогенез повторяет филогенез*. Вероятно, нередко случается, что у более поздних форм сохраняется только первоначальная детерминационная функция зачатка, а отсюда сравнительные анатомы совершенно неправильно выводят, что у предков этих форм имелась и вторичная функция древних форм, на самом деле не являвшихся, может быть, непосредственными предками, а лишь боковыми ветвями. Когда исчезает орган, возникающий лишь на поздних стадиях развития и в обособленном участке, а потому и не принимающий участия в детерминации других частей силового поля, как, например, конечности предков змей или хвост обезьяноподобных предков человека, в эмбриональном развитии утративших соответствующий орган потомков никакого следа исчезнувшего органа не остается.

Целесообразность всех стадий развития зародыша, в строгой

последовательности сменяющих друг друга, регулируется естественным подбором, который отметает все неприспособленные мутации, причем борьба за существование проявляется тем более резко, чем раньше в процессе эмбриогенеза выявляется тот или иной уклоняющийся от нормы генотип.

## 8. Заключение

Благодаря тому, что разнообразные и бесчисленные внешние условия непрестанно вмешиваются в основной установленный генотипом план развития организма и изменяют его, каждый организм, достигший зрелости, более или менее резко отличается по своему фенотипу от других особей этого вида и того же самого генотипа. Вероятность того, чтобы два самоопыляющихся растения из чистых линий или два однояйцевых близнеца были точными копиями друг друга, так ничтожно мала, что ее просто не приходится принимать в расчет. Биолог настолько свыкся с этим явлением и настолько ясна связь последнего с бесчисленными трудно уловимыми внешними условиями, что нет никакой необходимости прибегать для объяснения индивидуального характера каждого процесса развития к отрицанию каузального детерминизма и к виталистическим тенденциям. Поэтому нет ничего удивительного в том, что витализм в его различных течениях легче находит доступ в умы физиков, чем в умы биологов.

Современная физика только совсем недавно столкнулась с такими индивидуальностями, которые обычны для биологов. Физики привыкли к статистическим законам, которые позволяют с величайшей точностью вычислять и предсказывать результаты физических явлений, охватывающих огромные количества отдельных единиц—атомов, молекул. Биологические законы никогда не могут претендовать на такую же точность, потому что число охватываемых биологическим экспериментом единиц обычно недостаточно велико. Зато биолог спокойнее относится к тому, что индивидуальные процессы развития не могут быть предсказаны статистическими закономерностями. Довольно точный статистический закон гласит, что в каждый данный промежуток времени совершенно определенный процент атомов радия распадается, подобно тому, как в течение каждого года умирает определенный процент людей, населяющих землю. Но мы находим вполне естественным, что этот последний процент ежедневно распределяется между определенными людьми. А физик недоумевает, почему распадаются каждое мгновение те, а не другие атомы, или почему определенные атомы приходят в возбужденное состояние: он готов отказаться в этом случае от причинного объяснения, заговаривает о каком-то произволе, иррациональности и склонен даже пригласить биологов последовать его примеру.



С таким приглашением выступил недавно известный физик Нильс Бор, один из творцов современной теории атомных структур[1]. «Существование жизни,—пишет он,—должно быть рассматриваемо как элементарный факт, не подлежащий объяснению: его следует признать отправным пунктом для биологии. И совершенно так же квант действия, который с точки зрения классической механики является иррациональным элементом, образует совместно с существованием элементарных частиц основу атомной физики».

Некоторые биологи с наклонностью к виталистическим тенденциям охотно откликаются на этот призыв. Так, известный английский зоолог Грей в президентской речи, произнесенной 7 сентября 1933 г[2]., весьма сочувственно приводит эту цитату Нильса Бора. Грей останавливается на развитии яйца моллюсков со спиральной раковиной, но не на том разобранном нами выше частном случае, когда направление спирали—правое или левое—определяется генотипом, а на том, когда оно зависит, повидимому, от «случайности», так как обе формы спирали встречаются здесь одинаково часто при всяких спариваниях. Грей склонен заключить, что и в последнем случае «клетки яйца моллюсков избирают тот или иной путь в зависимости от внутренних причин: внутри них возникает некоторое явление—совершенно независимо от каких бы то ни было внешних влияний,—точно так же как в молекуле радиоактивного вещества. Другими словами, клетка является индивидуальностью в себе, свободной от ограничений статистических законов».

Разобранный нами случай правой и левой спирали у Lymnaea rubella действительно говорит о наличии внутренней генотипической обусловленности, но последняя имеет здесь определенный материальный характер, тогда как в трактовке Грея она подчиняется какому-то иррациональному принципу, чему-то вроде «свободы воли», которую он склонен находить и в молекулах радиоактивных веществ. Возможно, что генетическая обусловленность направления завитка у моллюсков распространена шире, чем это мы знаем в настоящее время. Но допустим, что в некоторых случаях это исключительно фенотипная особенность и только «случай» с первых же стадий развития яйца определяет, завернется ли спираль направо или налево, причем статистически тот или другой поворот одинаково вероятен. Но откуда Грей знает, что и здесь направление спирали определяется внутренними причинами? Мне, наоборот, кажется наиболее

[1] B o h r N., Light a. Life, Nature, v. 131, № 3308—3309, 1933.
[2] G r e y, Nature, v. 132, 28/X 1933.

вероятным воздействие внешних условий—бесчисленных и разнообразных «случайностей», которые приходится называть так потому, что они не поддаются нашему анализу: положение яйца во внешнем гравитационном поле, односторонние тепловые, механические, капиллярные и другие влияния, место проникновения сперматозоида и пр. Мне кажется, что и физикам придется оставить мысль о полной независимости распада молекул радиоактивных веществ от внешних условий, как ни настаивали они на этом до последнего времени. Мы знаем теперь, что быстро несущимися материальными частицами—электронами, протонами, нейтронами и позитронами—можно искусственно разбить даже такие атомы, которые не принадлежат к радиоактивным. Мало вероятно, чтобы атомы радиоактивных элементов в противоположность этому были совершенно нечувствительны к воздействию этих внешних условий. Может быть изменение статистической скорости распада радиоактивных веществ при таком искусственном воздействии окажется неуловимым для наших методов исследования, хотя опыты, произведенные в лаборатории Резерфорда, и дали сначала как будто положительные результаты. Но нас интересует здесь не статистическое ускорение распада радиоактивных веществ, а поведение каждого отдельного атома среди сложной атомной обстановки. Атомы находятся в вечном движении на разных расстояниях друг от друга. Когда один из них разрушается, распадаясь на электроны, протоны и излучения энергии, эти изменения внешней среды по-разному отзываются на соседних индивидуальных атомах, причем вероятные столкновения затрагивают лишь немногие из них. Можем ли мы утверждать, что эти столкновения проходят бесследно для еще целых атомов или же они возбуждают их, а может быть и приводят к распаду? Если признать вероятным последнее, то нет основания утверждать, что распадение атомов радиоактивных веществ вызывается каким-то внутренним, иррациональным принципом. Для индивидуального атома причина распада окажется при таком предположении внешней в той же степени, как смерть отдельного человека от тифозной бактерии или от наехавшего автомобиля.

Я полагаю, что биолог не должен заражаться от некоторых из современных физиков их модным стремлением вводить иррациональное начало для объяснения материальных явлений; а может быть и физиков от этой моды могло бы предохранить более глубокое ознакомление с тем биологическим миром индивидуальностей, которые живут в сложной, вечно меняющейся и непрестанно действующей на них и принимающей участие в их формировке внешней среде. Развитие организма из яйца, объединенное одновременно эволюцией и эпигенезом, является для этого наиболее подходящим объектом.



## РЕЗЮМЕ


1. Теория преформации и теория эпигенеза не исключают друг друга, но рассматривают процесс развития с разных точек зрения. Поэтому они сохраняют свое значение и в настоящее время.

2. При развитии овоцита уже с ранних стадий намечается общий план строения с различными векториальными свойствами в разных направлениях. Отчасти он определяется расположением внутренних органов клетки, отчасти воздействием внешних факторов (расположением питающих клеток, воздействием яйцеводов материнского организма и выделяемой последними внешней оболочкой яйца).

3. Основное значение в созревании овоцита имеет выход содержимого разросшегося ядра в протоплазму клеточного тела; при этом выходят ядерные вещества, синтезированные в ядре под влиянием диплоидного материнского комплекса овоцита. Этим объясняется преобладание материнской наследственности на ранней стадии развития гибридных яиц, а также может быть и длительные модификации, поскольку их существование может быть доказано.

4. Развивается гипотеза о генонемах как носителях генотипа, составляющих опорную, неразрушимую часть хромосомы, в то время как собственно хроматин и нити «ламповых щеток» в ядре растущего овоцита являются только веществами, ассимилированными вокруг генонем в процессе обмена веществ между последними и ядерным соком, а стало быть и протоплазмой. Красочные реакции имеют преходящее значение и стоят в зависимости от изменяющегося характера синтезируемых генонемой химических веществ. Поэтому генонема может то окрашиваться основными красками, как хроматин, то остается неокрашенной.

5. Генонема является сложной молекулой, состоящей из белковых и других радикалов (генов), и по большей части имеет вид длинной, более или менее спирально закручивающейся цепочки (или же это мицелла—пучок таких длинных молекул). Во время роста ядра овоцита пищевые вещества—аминокислоты и другие обломки белковых молекул,—попадая в ядро, слагаются в определенном порядке в кристаллической решетке вокруг генонемных молекул (мицелл), и таким образом происходит синтез (ассимиляция) генов, необходимый для удвоения и расщепления хромосом. Избыток ассимилированных генов, их обломков или их комплексов при растворении ядерной оболочки переходит в протоплазму яйца, и таким образом осуществляется влияние генов на развитие.

6. После растворения ядерной оболочки вещественный состав протоплазмы яйца оказывается более диференцированным. Со-

здается сложное силовое поле с разными потенциалами в отдельных пунктах, являющееся скачкообразной заменой гораздо более простого силового поля, имевшегося налицо перед созреванием яйца. Такое же осложнение силового поля под влиянием генотипа происходит в течение дальнейшего развития при каждом делении ядра.

7. Яйца, неспособные к естественному партеногенезу, после созревания переходят в состояние, близкое к анабиозу, из которого их выводят оплодотворение или искусственная активация, действующие как внешний раздражитель, вызывающий в яйце единственную возможную для него реакцию—деление ядра.

8. Дробление всех видов животных относится к детерминированному типу, но степень детерминации разных яиц различна. Теория Дриша, согласно которой бластомеры у некоторых видов эквипотенциальны, может считаться опровергнутой.

9. Неравномерность дробления определяется несимметричностью силовых полей и распределением веществ в обеих половинках протоплазмы делящихся яиц или бластомеров. С каждым делением силовое поле осложняется, и распределение материалов в его частях диференцируется.

10. Основные типы дробления—двусторонне симметричный, лучистый, спиральный—определяются может быть небольшим числом простых генов. Правая или левая спиральность прудовика зависит от единственной пары аллеломорфных генов и правильно менделирует. Весьма вероятно, что по своей химической природе эти гены и выделяемые ими в протоплазму продукты являются оптическими изомерами какого-нибудь органического вещества.

11. Развитие яйца как единого целого несмотря на распадение его на отдельные бластомеры, зародышевые листки и зачатки органов обеспечивается тем, что силовое поле его остается единым, постепенно осложняясь, диференцируясь с течением развития. Изменяются потенциалы в полюсах этого единого силового поля, причем число полюсов по мере диференцировки возрастает. Потенциалы в полюсах силового поля могут быть электрические, гравитационные, механические, капиллярно-активные, химические. Обмен веществ между полюсами с различными потенциалами происходит механическими токами, катафоретически, передачей нервных возбуждений или дифуционным (химическим, гормональным) путем.

12. Диференцировка развивающегося зародыша происходит благодаря неравномерному делению клеток, причем протоплазматические тела обеих клеток получают разный вещественный состав и оказываются в разных участках единого силового поля, но удерживают в большинстве случаев (за редкими исключениями) нормальный генотипный состав ядерных генонем.



13. Детерминированность каждого бластомера, каждого зародышевого листка и зачатка каждого органа определяется двумя моментами: с одной стороны, накопившимися за предшествующее время развития особенностями химического состава и структуры, а стало быть и предопределенными формами дальнейших реакций, а с другой—местом положения данного зачатка в силовом поле. Дальнейшее развитие каждого более или менее детерминированного зачатка индуцируется, с одной стороны, общим силовым полем, а с другой—по преимуществу непосредственно прилегающими участками силового поля, которые действуют тигмотаксически и путем выделения тех или иных гормонов. При операциях пересадки экспериментатор наблюдает результат воздействия нового силового поля на более или менее предетерминированный зачаток.

14. Весьма важную роль в развитии, в особенности на более поздних стадиях, играет возникновение скелетных образований—игол, пластинок и волокон, состоящих из коллоидальных желов. Они предопределяются токами между различными силовыми полюсами, которые вызывают сначала ориентировку еще подвижных мицелл, а затем эти мицеллы спаиваются в твердые скелетные образования, закрепляющие положение полюсов силового поля. Образование нервных фибрилл есть частный случай такого возникновения скелетных волокон.

15. Силовое поле внешней среды, в частности гравитационное, световое и химическое (O и $CO_2$), оказывает существенное влияние на внутрисиловое поле яйца и зародыша, определяя нередко, в особенности у растений и сидячих животных, направление роста. Каждое яйцо допускает изменение наружного силового поля лишь в известных пределах, за которыми наступает уже деформация зародыша.

16. Отдельные правильно менделирующие гены определяют не только наиболее доступные для анализа внешние расовые признаки взрослых организмов (Плате, Филипченко, Дюркен), но порой и самые ранние стадии развития, даже первое дробление яйца (правая и левая спираль у *Lymnaea rubella*). Весьма вероятно, например, что могут быть найдены гены, останавливающие равномерное деление яйца кишечнополостных не на восьми бластомерах, но на четырех или шестнадцати. Но гены подобного типа трудно обнаружить, так как они летальны, и в дальнейшем развитии такие зародыши погибают. Изучение развития зародышей из яиц с летальными генами, уже начатое по отношению к некоторым леталям мыши, курицы и шелковичного червя, должно выяснить эту важную проблему фенотипного проявления гена на важнейших зачатках ранних стадий.

17. Физико-химический анализ действия отдельных генов нам всего более доступен в тех случаях, когда эти гены про-

являются в определенных химических реакциях на последних стадиях развития, например, в окраске цветка или глаза дрозофилы. Этот анализ должен ставить своей целью анализ физико-химической природы самих генов.

18. Развитие каждого фенотипа является строго индивидуальным ввиду того, что оно зависит не только от более или менее стойкого генотипа, но также от бесконечного разнообразия условий внешней среды. Биолог, знакомый с такой обусловленностью биологических индивидуальностей, не может пойти вслед за современным физиком, который, не находя возможности применить к миру атомных индивидуальностей свои точные статистические законы, порой склонен для объяснения поведения этих индивидуальностей ввести какой-нибудь «иррациональный» принцип (Нильс Бор). Биолог мог бы рекомендовать таким физикам, увлекающимся модным разочарованием в общераспространенности статистических закономерностей, подойти к атомным индивидуальностям с точки зрения воздействия на них чрезвычайно сложных условий внешней микросреды.

## V. НАСЛЕДСТВЕННЫЕ МОЛЕКУЛЫ[1]

### I

Сорок с лишним лет назад (в 1893 г.) в Москве состоялся очень интересный съезд естествоиспытателей и врачей—первый крупный съезд, на котором мне пришлось присутствовать и даже выступать со своим первым научным докладом. Общие собрания съезда происходили в огромном колонном зале теперешнего Дома союзов. Съезд открылся блестящей речью проф. К. А. Тимирязева, который приветствовал участников с «праздником русской науки». Впервые на съезд собралось более тысячи членов, которые своей работой удостоверили, что «может... быстрых разумом Невтонов российская земля рождать»...

Одно из общих собраний съезда было особенно замечательным и врезалось, конечно, в память молодежи. Пришел и сел среди президиума Лев Николаевич Толстой, в своей обычной блузе и высоких сапогах. Он явился в чужой лагерь естествоиспытателей и врачей послушать речь своего друга, проф. В. Я. Цингера—математика, ботаника и философа-идеалиста.

Когда я увидел Л. Н., то вспомнил одну фразу из его статьи «О назначении науки и искусства»: «Ботаники нашли клеточку и в клеточках-то протоплазму, и в протоплазме еще что-то, и в той штучке еще что-то. Занятия эти, очевидно, долго не кончатся, потому что им, очевидно, и конца быть не может, и потому ученым некогда заняться тем, что нужно людям. И потому опять, со времен египетской древности и еврейской, когда уже была выведена и пшеница и чечевица, до нашего времени не прибавилось для пищи народа ни одного растения, кроме картофеля, и то приобретенного не наукой».

Противоречие между этими взглядами великого писателя и высказываниями собравшихся на съезд натуралистов было

---

[1] Речь на годичном заседании Московского общества испытателей природы в январе 1935 г. Напечатано в журнале «Наука и жизнь», вып. 5 и 6, 1935.

особенно подчеркнуто тем обстоятельством, что Л. Н. Толстой появился в зале в тот момент, когда с кафедры говорил профессор сравнительной анатомии М. А. Мензбир, рассказывавший про клеточку и про протоплазму, и про ядро, и про заключенные в ядре хромосомы, а внутри хромосом—другие «штучки»: иды, и детерминанты (по А. Вейсману).

На общем собрании съезда было еще одно интересное выступление по проблеме клетки: химик проф. Колли, сопоставляя размеры головки сперматозоида, через которую потомству передается весь наследственный материал со стороны отца, с вычисленными им размерами белковых молекул, пришел к выводу, что все наследственные особенности передаются через очень небольшое количество молекул.

Для молодежи, которая сорок лет назад вступала в науку, сопоставление этих трех взглядов на клетку было в высшей степени поучительным. Они ярко характеризовали то положение, в котором в эту эпоху находилась клеточная теория. Взгляды, развиваемые проф. Мензбиром, всего более приближались к общепринятым в то время. Было точно установлено, что при делении клетки ясно выступают сложные хромосомные механизмы, свидетельствующие о высокой организации и диференциации клетки. Было доказано, что каждому виду животных и растений соответствует определенное число хромосом, что при созревании половых клеток в гаметах число хромосом сокращается (становится гаплоидным), а при оплодотворении, при соединении двух гамет в зиготу (оплодотворенное яйцо), материнский комплекс хромосом соединяется с отцовским и потому все клетки тела развивающегося организма обладают нормальным, удвоенным (диплоидным) числом хромосом.

Большинство биологов уже в то время считало хромосомы носителями наследственности и полагало, что именно через хромосомы наследственные особенности, в равной степени от отца и матери, передаются детям. Но никаких данных о внутренней структуре хромосом у нас не было, и казалось, что при несовершенстве методов микроскопического исследования их и не удастся получить. Гипотеза Вейсмана (о построении хромосом из ид и детерминантов), отвлеченная, надуманная и не обоснованная фактически, отвергалась большинством биологов. Но все же предполагалось, что хромосомы являются системами высокой сложности, количественно соответствующей сложности самих организмов, но отличающимися по качеству.

И вот проф. Колли пытался нас уверить, что в головке сперматозоида может поместиться лишь немного белковых молекул—почти столько же, сколько хромосом (хотя он и избегал этого названия). Мысль, что сама хромосома не что иное, как молекула, представлялась нам настолько неправдоподобной, что мы



отказывались верить его вычислениям. В самом деле, наши представления о структуре белковых молекул были в то время настолько мало обоснованными, а определение их молекулярного объема—настолько неточным, что наши сомнения находили себе полное оправдание. Не надо забывать, что в то время белковая молекула еще не была разложена, да и самое существование молекул вообще подвергалось сомнению.

Итак, утверждению Мензбира, что «клетки и их хромосомы являются сложными системами», противостояло положение Колли: «клетка содержит немного молекул, почти столько же, сколько хромосом». Казалось, соединить эти два противоречия невозможно, и на этом основании можно было бы признать правым Льва Толстого и отвернуться от «неимеющих конца выдумок ботаников», старающихся при недостаточной методике разложить на части клеточку. Не правильнее ли было ученым биологам действительно заняться вместо этих бесполезных умствований поисками новых сортов картофеля и приручением новых животных?

Нет, молодые биологи девяностых годов отнюдь не склонны были последовать призыву Толстого. Противоречие между взглядами зоолога Мензбира и химика Колли делало в наших глазах проблему клетки особенно увлекательной, и мы были уверены, что именно это противоречие обеспечивает успех дальнейших более глубоких исследований. Нам казалось, что такой успех вернее и скорее продвинет вперед и практическую задачу—получение ценных пород домашних животных и культурных растений. История показала, что мы, тогдашняя молодежь, были правы.

## II

Сорок лет—огромный срок в истории развития такой науки, как биология. Что же внесли эти годы в наши представления о строении клетки и «носителей наследственности»—хромосом?

По первоначальному мнению Вейсмана и его школы, все хромосомы данного комплекса в оплодотворенном яйце одинаковы и все содержат полный набор наследственных единиц — ид и детерминантов. Однако даже в то время нетрудно было убедиться, что это не совсем так. Во многих случаях микроскоп открывал, что хромосомы в одном и том же комплексе несколько отличаются одна от другой по своей величине и форме. Но этим различиям сначала не придавали значения, считая их результатом недостаточной техники.

Можно было бы указать огромное количество примеров, показывающих, что каждый вид животных и растений характеризуется определенным количеством хромосом, а в пределах родов или более крупных систематических групп это число изме-

няется от вида к виду. Но здесь я буду иллюстрировать изложение только такими фактами, которые установлены моими сотрудниками по Институту экспериментальной биологии, заранее подчеркивая, что из работ многих больших биологических лабораторий мира можно было бы подобрать подобные же иллюстрации.

Что касается подсчета хромосом у близких видов, я мог бы указать здесь на работы Н. К. Беляева, подсчитавшего число хромосом у нескольких десятков видов бабочек, и на работы В. Вендровского, проделавшего то же самое на всех видах встречающихся у нас пиявок. Во всех случаях обнаружено постоян-

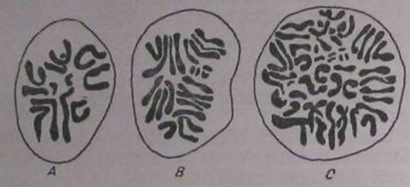



Рис. 1. Хромосомные комплексы в различных клетках мухи стегомии.

*A*—в обычных клетках тела: диплоидное число хромосом 12. *B*—в клетках трахей: тетраплоидное число хромосом 24. *C*—в других трахеальных клетках: октоплоидное число хромосом 48 (по работе С. Л. Фроловой)

ство числа хромосом у каждого вида, при большом однообразии в пределах группы видов. Из этого правила имеются только некоторые исключения, которые, как это бывает часто, «лишь подтверждают общее правило». Так, С. Л. Фролова нашла, что у мух в клетках определенных тканей (дыхательных трахейных трубок) всегда содержится удвоенное против нормы число хромосом (24 вместо 12), а в клетках ректальных желез даже учетверенное—48 (рис. 1). С другой стороны, в клетках злокачественных опухолей число хромосом может быть или пониженное по сравнению с нормой, или, наоборот, повышенное—в десять и более раз. На рис. 2 Вендровским изображены два хромосомных комплекса из опухоли морской свинки: нормальное число хромосом здесь около 62, а в раковых клетках 32 и 110.

Огромную роль в закреплении наших взглядов на роль хромосом, как носителей наследственности, сыграло открытие половых хромосом. Прежде всего у некоторых насекомых было показано, что хромосомные комплексы самцов и самок несколько различны, но это различие касается только одной пары хромосом, которые и получили название идиосом, или половых хромосом; остальные хромосомы, так называемые аутосомы у обоих полов одинаковы (рис. 3). Пара идиосом состоит обычно из



очень различных по величине и форме хромосом, названных икс- и игрек-хромосомами. В клетках тела самок большинства насекомых содержится две икс-хромосомы; когда при созревании гамет (яиц) число хромосом уменьшается вдвое, каждая гамета получает половинное число аутосом и по одной икс-хромосоме.

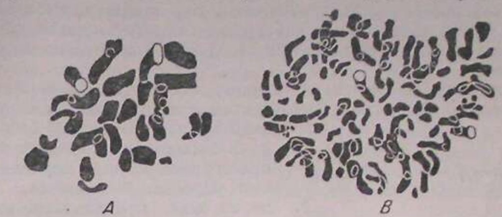



Рис. 2. Ненормальные хромосомные комплексы в клетках злокачественной опухоли морской свинки (по работе В. Д. Вендровского).

Таким образом, все женские гаметы несут одинаковый гаплоидный хромосомный комплекс.

Но в клетках тела самцов при нормальном удвоенном (диплоидном) составе аутосом имеется только одна икс-хромосома, по форме и величине вполне соответствующая иск-хромосоме самок, и, кроме того, обычно еще одна хромосома, отличающаяся

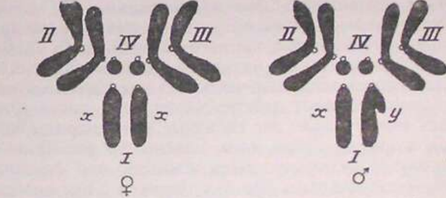



Рис. 3. Хромосомные комплексы самки (♀) и самца (♂) дрозофилы меланогастер. *x*, *y*—обе половые хромосомы; II, III и IV—парные аутосомы (схема).

от всех других и встречающаяся только у самцов,—так называемая игрек-хромосома. Поэтому, когда путем деления таких клеток образуются гаметы с половинным (гаплоидным) числом хромосом, эти гаметы уже не могут быть все одинаковы: половина сперматозоидов оказывается несущими, кроме полного гаплоидного набора аутосом, еще икс-хромосому, т. е. вполне соответствует женским гаметам—яйцам, а другая половина резко отличается от яиц, так как вместо икс-хромосомы несет игрек-

хромосому. При процессе оплодотворения, который зависит от случайной встречи яйца с одним из миллионов сперматозоидов того или иного сорта, половина оплодотворенных яиц оказывается несущей двойной набор аутосом и две икс-хромосомы, стало быть, развиваются в самок; другая половина при двойном наборе аутосом имеет одну икс- и одну игрек-хромосому, т. е. хромосомный набор самца. Оттого-то число обоих полов в потомстве оказывается обычно приблизительно одинаковым.

Эти факты, подмеченные в первом десятилетии XX века американскими биологами Мак Клонгом и Монгомери, были развиты в стройную теорию особенно Э. Уильсоном, а позднее распространены на весь мир животных. Правда, выяснилось, что не во всех группах животного мира определение пола идет по той же самой схеме; иногда женские гаметы по своим половым хромосомам оказываются двух сортов, а сперматозоиды все одинаковы. Есть и немало животных, а в особенности растений, у которых половых хромосом не найдено. Но все это не изменяет того факта, что такой важный признак, как пол, может определяться индивидуальными хромосомами.

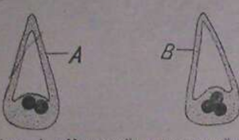


Рис. 4. «Мужской» и «женский» сперматозоиды у лошадиной аскариды с двумя и тремя хромосомами (по работе С. Л. Фроловой).

В качестве примера двойственности сперматозоидов приведу работу моей ученицы и долголетнего сотрудника С. Л. Фроловой, опубликованную 20 лет назад. Ей удалось установить, что спермии лошадиной аскариды, имеющие вид коротких малоподвижных клеток, бывают действительно двух родов (рис. 4). Одни из них имеют только две типичные для аскариды большие хромосомы, а другие, кроме того, маленькую дополнительную икс-хромосому. Повидимому, здесь женский пол гомозиготен, а мужской—гетерозиготен, поэтому спермии с икс-хромосомой являются спермиями на самку, а спермии без икс-хромосомы—на самца. Игрек-хромосома здесь, вероятно, совсем исчезла.

В качестве второго примера приведу хромосомные комплексы человека, как они выяснены недавними работами заведующего цитологическим отделом Института экспериментальной биологии проф. П. И. Живого и его сотрудника по Медико-биологическому институту проф. Андреса. Здесь в телесных клетках мужчины и женщины, установлено наличие 48 хромосом; но у женщины сверх 23 аутосом разной величины и формы имеются две большие одинаковые икс-хромосомы, а у мужчины половые хромосомы представлены одной такой же икс-хромосомой и одной



очень маленькой игрек-хромосомой. Сперматозоиды человека бывают двух сортов, причем количества каждого сорта равные: «женские» с икс-хромосомой и «мужские» с игрек-хромосомой.

После того как была установлена индивидуальность половых хромосом, было обращено внимание и на аутосомы. При детальном их изучении мало-помалу выяснилось, что и аутосомы часто обнаруживают резкую индивидуальность. Особая заслуга в выяснении этого вопроса принадлежит русским ученым, в особенности школе С. Г. Навашина. Я могу иллюстрировать и это явление фактами, установленными, главным образом, моими сотрудниками по Институту экспериментальной биологии.

Всем биологам хорошо известен давно установленный хромосомный комплекс маленькой плодовой мушки дрозофилы, генетика которой в настоящее время изучается в десятках лабораторий всего мира. Здесь в диплоидном комплексе имеется четыре пары хромосом: три пары аутосом и одна пара половых хромосом. На рис. 3 слева показаны хромосомы самки Drosophila melanogaster, а справа—самца. Половые хромосомы самки имеют вид одинаковых палочек; это икс-хромосомы, которые называются хромосомами I. Из аутосом две пары обладают подковообразной формой с перетяжкой по середине; по внешности обе пары II и III почти неотличимы друг от друга. Но IV пара резко отличается от остальных—это маленькие зернышки. Каждая хромосома в определенном пункте имеет небольшую, почти неразличимую, пуговку, к которой при делении клетки прикрепляется тянущая нить. Самка получила по одной хромосоме из каждой пары от матери, а остальные от отца.

У самца аутосомы имеют тот же вид и то же происхождение, но обе половые хромосомы здесь резко различны: икс-хромосома, получаемая самцом от матери, здесь такая же палочка, как у самки, а игрек-хромосома, получаемая от отца, несет небольшой крючок.

Кроме Dr. melanogaster, существуют еще другие виды этого рода, каждый из которых характеризуется своим хромосомным комплексом, причем общее число хромосом у большинства из них больше четырех пар (5 или 6). У европейского вида Dr. obscura был уже давно описан изображенный на рис. 5 *A* комплекс из шести пар хромосом. Но в Америке существует вид, очень похожий на нашу Dr. obscura, который долгое время описывался под тем же именем. Однако лабораторные опыты показали, что, несмотря на полное внешнее сходство, американские и европейские мухи не скрещиваются между собой. С. Л. Фролова изучила хромосомы американского вида и убедилась, что комплекс их резко отличен (рис. 5 *B*); здесь икс-хромосомы достигают огромной величины по сравнению с аутосомами, между тем как у европейской формы величина аутосом и идиосом приблизи-

тельно одинакова. Пришлось признать американскую форму за особый вид, и новое, данное С. Л. Фроловой название за ним удержалось. Американскими исследователями уже опублико-

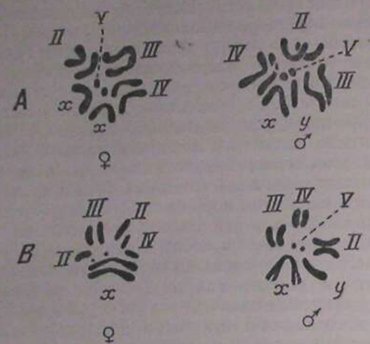



Рис. 5. Женские (♀) и мужские (♂) хромосомные комплексы двух близких видов мухи дрозофилы, ранее признававшихся за один вид. А—европейская Dr. obscura; В—американская Dr. pseudoobscura (по работе С. Л. Фроловой).

вано несколько интересных экспериментальных работ по этому виду, который всюду именуется ими Drosophila pseudoobscura Frolova. Это, кажется, первый случай в истории биологии, когда основанием для выделения настоящего вида послужили особенности хромосомного комплекса.

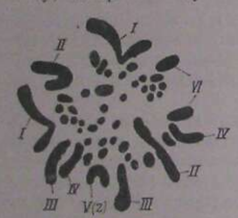


Рис. 6. Хромосомный комплекс курицы (по работе Н. Н. Соколова, Г. Г. Тинякова и И. Е. Трофимова).

Три молодых аспиранта при Институте экспериментальной биологии—Н. Н. Соколов, И. Е. Трофимов и Г. Г. Тиняков—разработали сравнительную морфологию хромосомных комплексов у куриных птиц. Здесь комплексы сложные, хромосом так много, что их трудно сосчитать. На рис. 6 представлен такой комплекс у курицы: внутри лежат мелкие точечные хромосомы, а снаружи—более крупные, в виде палочек или петель. Если мелочь даже подсчитать трудно, то 14 более крупных можно легко узнать и разбить на 7 пар по величине и по форме. На



рис. 7*А* эти семь пар расположены по убывающей величине и обозначены номерами I—VII. Первая—самая крупная—особенно бросается в глаза; это—петля, у которой одно плечо несколько длиннее половины второго плеча. У хромосомы II короткое плечо уже короче, чем половина длинного плеча. Хромосома III—палочка с вздутием на конце. Хромосома IV—па-

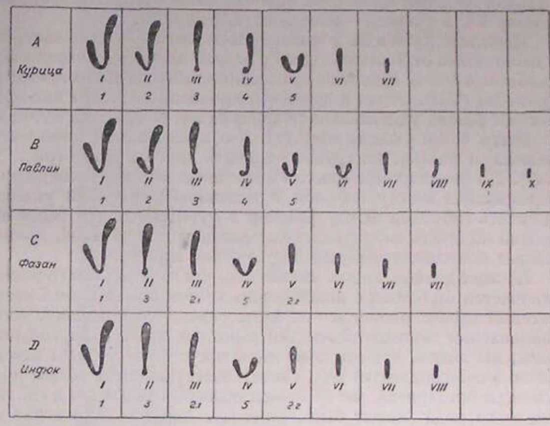



Рис. 7. Гомология крупных хромосом у различных куриных: А—курица, В—павлин, С—фазан, D—индюк. Римские цифры указывают порядок хромосом по величине, арабские отмечают хромосомы, соответствующие друг другу: двуплечая хромосома (2) курицы и павлина распалась на две палочкообразные хромосомы ($2_{,1}$ и $2_{,2}$) у фазана и индюка (по работе Н. Н. Соколова, Г. Г. Тинякова и И. Е. Трофимова).

лочка с маленьким крючком. Хромосома V—небольшая равноплечая петелька. Хромосомы VI и VII—короткие палочки. А дальше идут палочки еще меньших размеров, переходящие в зернышки. У петухов все эти хромосомы парные, а у курицы одной нехватает (характерная петлеобразная хромосома V у них не имеет своего партнера). Значит хромосома V—икс-хромосома, а игрек-хромосома, вероятно, затеривается среди мелких точечных хромосом.

Очень сходный комплекс у павлина (рис. 7*В*), где четыре самых крупных хромосомы имеют ту же форму и величину, как у курицы. Но икс-хромосомы (V) здесь несколько различны: у павлина они неравноплечие (хотя и той же длины, как у ку-

рицы), как будто кончик одного плеча перескочил на другое плечо. У дрозофилы подобные перескоки наблюдаются в опытах. Хромосомы VI и VIII павлина не представлены у курицы. Может быть, это—сложные хромосомы, слившиеся каждая из двух маленьких куриных хромосом, не вошедших в учет; мы увидим, что такое слияние наблюдается также в опытах с дрозофилой. Седьмая по длине хромосома павлина вполне соответствует хромосоме VI, а девятая—хромосоме VII курицы.

Комплекс хромосом у фазана тоже близок к куриному, но с некоторыми отличиями. Здесь у второй хромосомы отвалилось короткое плечо и, вероятно, присоединилось к одной из точечных хромосом (VII). Отпал и крючочек хромосомы IV. Но икс-хромосомы фазана удивительно похожи на икс-хромосомы курицы.

Всего более сходны между собою хромосомные комплексы индюка и фазана: их трудно отличить друг от друга (рис. 7*C* и *D*). До сих пор еще никто не пробовал провести гибридное скрещивание между фазаном и индюшкой. Но если удается получить гибридов между фазаном и курицей, то тем более вероятно получить гибридов между фазаном и индюшкой, хромосомные комплексы которых чрезвычайно сходны.

Из этих данных можно заключить, что каждый вид куриных отличается от близких видов своим хромосомным комплексом, который характеризует его не менее резко, чем признаки, устанавливаемые систематиками для взрослых птиц. С другой стороны, мы видим, что эти комплексы могут быть связаны между собой в эволюционный ряд, свидетельствующий об общем происхождении. Правда, мы не можем решить, где начало и где конец этого ряда; может быть, комплекс павлина произошел от комплекса, сходного с куриным, а, может быть, и наоборот. Но такое затруднение обычно и для большинства выводов о направлении эволюционного процесса, построенных на основании сравнительно-анатомических данных.

Ввиду большого числа мелких точечных хромосом у птиц мы не можем с уверенностью сказать, где число хромосом увеличивается, где уменьшается; может быть, у всех рассмотренных видов оно остается постоянным, и только отдельные куски хромосом перескакивают с одного места на другое, как это часто случается в лабораторных опытах с дрозофилой. Гораздо яснее этот вопрос у некоторых растений, отличающихся небольшим числом хромосом с резкими индивидуальными особенностями.

Научная сотрудница Института экспериментальной биологии И. Н. Свешникова посвятила много лет изучению хромосомного комплекса одного из наших ценных кормовых растений—вики. Она описала хромосомные комплексы у 28 видов рода Vicia. У ближайших к вике горохов—Pisum, Lathyrus, Ervum—диплоидное число хромосом всегда 14 (т. е. 7 пар; половых хромо-



сом, как у большинства растений, здесь нет). Но в роде Vicia число хромосом колеблется: у большинства видов оно тоже 14, но есть виды с 12 хромосомами, или даже с 10, а есть и такие

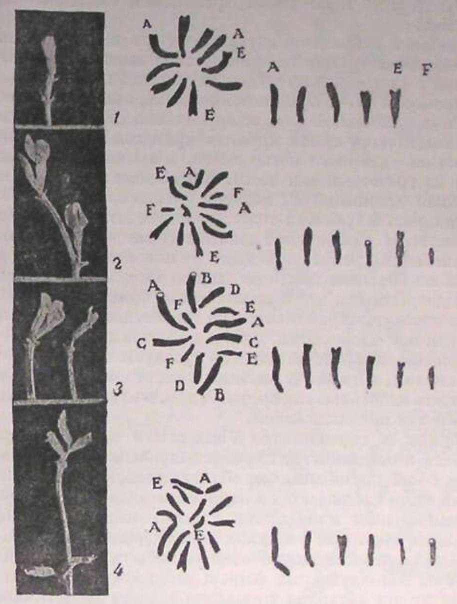



Рис. 8. Хромосомы четырех близких видов посевной вики.

1—Vicia amphicarpa; 2—Vicia sativa; 3 и 4—двух подвидов V. macrocarpa. Даны (в середине) полные диплоидные комплексы и (справа) отдельные хромосомы A, B, C, D, E, F. Слева изображены соцветия, характерные для этих видов (из работы И. Н. Свешниковой).

виды, у которых число хромосом удвоенное (т. е. не диплоидное, а тетраплоидное)—24 или 28. Но для видов особенно характерны не различия в числе хромосом, а форма и величина отдельных хромосом. В этом отношении каждый вид Vicia, имеет обособленный, непохожий на другие хромосомный комплекс.

И. Н. Свешниковой удалось составить таблицу для определения 28 видов Vicia не по внешним признакам растения и цветка (как это делается обыкновенно ботаниками-систематиками),

а по особенностям хромосомных комплексов. Замечательно, что эта таблица оказалась совершенно аналогичной обычной систематической таблице: виды, которые систематиками объединяются в одну группу и по своим хромосомам оказались наиболее сходными.

Наиболее тщательно изучены четыре вида, объединяемые обыкновенно в группу нашей посевной вики, Vicia sativa; все это виды с малым числом хромосом—6 или 5 пар (рис. 8). Три из этих хромосом (*B*, *C*, *D*) палочкообразные, с шаровидными головками; они отличаются друг от друга лишь своей величиной. Но легко выделяется самая крупная хромосома *A*, состоящая из двух колен—длинного и короткого, и хромосома *E*, распадающаяся на три отдельных части. В особенности интересна самая маленькая хромосома *F*, которая у одного из видов (Vicia amphicarpa, рис. 8,*1*) совсем отсутствует как самостоятельное образование. И. Н. Свешникова доказывает вполне убедительно, что эта маленькая хромосома и здесь не вовсе отсутствует, а слита с одной из больших хромосом, вероятно, с *A*.

Предположение, что в хромосомном комплексе Vicia amphicarpa содержится приблизительно тот же наследственный материал, как и у Vicia sativa, хотя и в другой хромосомной комбинации, позволяло рассчитывать на удачную гибридизацию между этими видами, хотя ввиду разницы в числе хромосом можно было предвидеть некоторые сюрпризы. И действительно, опыты оправдали оба эти предположения.

Гибриды от скрещивания Vicia sativa × Vicia amphicarpa оказались в большинстве случаев здоровыми, сильными растениями—более крупными, чем оба родительских вида. Подобное явление часто наблюдается в первом поколении гибридов между близкими видами или расами и носит название плюс-гетерозиса. Число хромосом в клетках этих гибридов равно 11. В хромосомном комплексе можно ясно различить хромосомы *A* и *E* каждой из родоначальных форм и непарную *F* от Vicia sativa. Но куда же эта непарная хромосома должна попасть при созревании половых клеток, когда диплоидный хромосомный комплекс (т. е. обычный для зиготы и телесных клеток двойной набор хромосом) распадается на два одиночных (гаплоидных) набора в мужских и женских половых клетках—гаметах?

Этого мы заранее предсказать не можем, так как разделение комплекса из 11 хромосом пополам может пойти разными путями. Может случиться, что *F* попадет в одну из клеток вместе с *A*-хромосомой V. sativa—тогда одна гамета будет иметь в общем характер гаметы этого вида, а другая окажется с 5 хромосомами, как Vicia amphicarpa. Если же хромосома *F* попадет в гамету совместно с хромосомой *A* V. amphicarpa, то здесь окажется двойной набор генов *F*-хромосомы, а в другой гамете



этот набор будет вовсе отсутствовать. Наконец, возможно, что вследствие таких отклонений от нормы вовсе не произойдет деления клетки, и получится гамета с полным двойным набором из 11 хромосом. При скрещивании диплоидной гаметы с гаплоидной должен получиться «триплоид», т. е. организм с тройным набором хромосом, а при оплодотворении ее такой же диплоидной гаметой—«тетраплоид» с четверным набором из 22 хромосом.

Притом же заранее можно предвидеть, что высокий процент комбинаций между разнообразными гаметами окажется нежизнеспособным и что гибриды дадут лишь немного прорастающих семян.

Так и случилось в опытах И. Н. Свешниковой. От гибридов первого поколения получилось 600 весьма разнообразных потомков второго поколения, иногда уродливой формы, часто совсем бесплодных. В третьем поколении от самоопыления одного карликового растения с 12 хромосомами получилось великолепное растение, превосходящее своей пышностью все нормальные вики и гибриды; изучение ядерных структур обнаружило у него 18 хромосом,—стало быть, это триплоид, ожидаемый по теоретическим соображениям (рис. 9*B* и рис. 10 и 11).

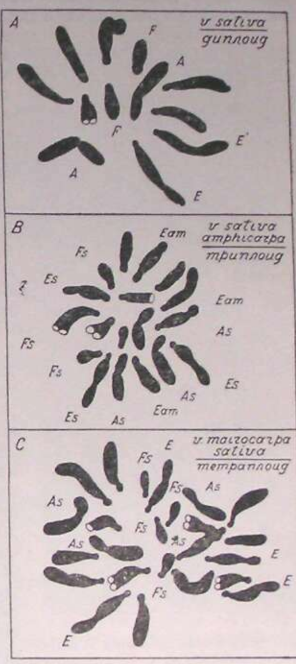



Рис. 9. Хромосомные комплексы Vicia sativa (A) и двух ее гибридов: B—триплоид с 18 хромосомами от скрещивания с V. amphicarpa и C—тетраплоид с 24 хромосомами от скрещивания с V. macrocarpa.

Буквами A, E, F обозначены гомологичные хромосомы (из работы И. Н. Свешниковой).

Хромосомный комплекс триплоида, в котором каждый из шести типов хромосом представлен тремя одинаковыми хромосомами, при созревании половых клеток не может распасться на два одинаковых ком-

плекса. Поэтому и у нашего триплоида созревание половых клеток происходит весьма *неправильно*, и в большинстве случаев семян вовсе не образуется. Как ни полезно было бы размножить этот триплоид вики для практических целей, такое размножение не могло удасться. Но можно было бы возлагать большие надежды на практическое применение «тетраплоида»—растения, содержащего в своих клетках учетверенный хромосомный комплекс всех шести типов хромосом. Такой четверной комплекс при созревании половых клеток должен распадаться на два двойных хромосомных комплекса с 12 хромосомами и от самооплодотворения таких гамет должен опять получиться тетраплоид.

Рис. 10. Мощный триплоид V. sativa×V. amphicarpa с 18 хромосомами (из работы И. Н. Свешниковой).

И. Н. Свешникова задалась целью получить такой плодовитый тетраплоид, и она действительно получила его от скрещивания между двумя видами вики: Vicia macrocarpa × V. sativa. Этот тетраплоид оказался прекрасным, сильным растением, превосходящим оба исходных диплоидных родоначальных вида. В его клетках действительно оказываются 24 хромосомы (рис. 9С), разбитых по четверкам в шесть групп. Как и следовало ожидать, он хорошо размножается. Можно рассчитывать, что новая раса станет весьма полезным хозяйственным сортом.

Жестоко ошибся Л. Н. Толстой! Изучение «штучек», которые находятся в клеточках, оказалось не «праздной выдумкой» ботаников, а очень целесообразным, приводящим к практическим результатам занятием. Мы получили новый ценный сорт сельскохозяйственного растения по заранее обдуманному плану. И это не единичный случай. Если бы я не выбирал здесь для иллюстраций только примеры из работ сотрудников Института экспериментальной биологии, я мог бы указать на ряд других



блестящих достижений того же рода, даже не выходя за пределы Советского союза.

## III

Изложенные выше исследования, так же как и многочисленные работы других авторов, установили, что отдельные хромосомы в хромосомном комплексе имеют свою индивидуальность

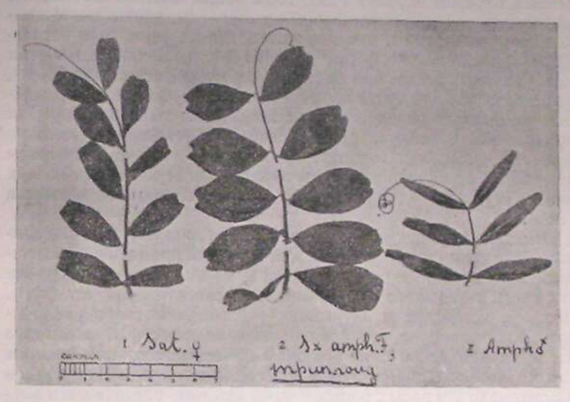


Рис. 11. Листья V. sativa (1), V. amphicarpa (3) и триплоидного гибрида между ними (2) (из работы И. Н. Свешниковой).

и при эволюционном переходе от одного вида к другому несколько изменяются, слегка варьируя и в пределах вида по расам и наследственным линиям. Но на этом успехи «кариологии»—учения о клеточном ядре—не остановились. Огромную роль в развитии этих успехов сыграло генетическое изучение плодовой мушки Drosophila melanogaster.

Эта мушка является особенно удачным объектом для генетической работы в лабораториях потому, что ее легко разводить в огромных количествах—миллионами—и на дешевом корме. В течение года можно провести от 12 до 20 поколений, между тем как человек, например, дает не более 4—5 поколений за столетие, а большинство растений—одно поколение в год. За последнюю четверть века благодаря интенсивной генетической работе с дрозофилами удалось исследовать явления наследственности и изменчивости в длинном ряде поколений, значительно превы-

шающем число поколений в человечестве за весь исторический период.

Благодаря этим удобным для исследователя особенностям дрозофилы, у нее в течение немногих лет удалось выделить сотни наследственных генов, выражающихся в определенных внешних признаках, более или менее легко поддающихся учету. Были установлены многочисленные гены, каждый из которых меняет особым образом окраску глаз; гены общей желтой или черной окраски тела; гены, изменяющие крыло; гены, изменяющие жилкование крыла; гены, изменяющие щетинки, форму или расчленение и число ножек, форму брюшка и т. д. Большинство этих ненормальных генов, или «мутаций», у мух, взятых из природы, не встречается или почти не встречается, так как среди нормальных природных условий мухи с подобными генами гибнут, не выдерживая борьбы за существование. Мутационные гены по большей части, как говорят, «рецессивны», так как в первом поколении от скрещивания мутированных и нормальных мух они «уступают» «доминантным» (подавляющим) нормальным генам.

Вначале порядок наследования этих генов изучали вне всякого отношения к хромосомам, как это было принято в генетических исследованиях по другим организмам. Казалось, что все эти гены передаются вне всякой зависимости друг от друга. Позднее, когда число изученных у дрозофилы генов увеличилось, возник вопрос, как совместить возможность независимого наследования генов с наличием у дрозофилы только четырех пар хромосом. Комбинируя в новых расах по нескольку генов и скрещивая эти расы с нормальными мухами, установили в высшей степени важный факт: некоторые гены при последующих расщеплениях, как правило, держатся вместе, как будто бы они были механически сцеплены друг с другом. Когда таким путем было изучено на сцепление большое количество генов, выяснилось, что все они распределяются по четырем, и только по четырем, «группам сцепления». Американский генетик Морган и его сотрудники сделали отсюда существенный вывод: каждая из четырех сцепленных между собою групп генов соответствует одной из четырех парных хромосом дрозофилы.

Легко было связать одну из этих групп с икс-хромосомой, которая у самцов имеется в единственном числе, а у самок—парная (рис. 3). У самок измененные (мутировавшие) гены икс-хромосомы могут не проявиться во внешних признаках, если в парной икс-хромосоме соответствующие гены нормальны; происходит это потому, что нормальные гены, как правило, доминантны, т. е. подавляют проявление ненормальных генов, по большей части рецессивных (уступающих по силе действия нормальным, доминантным генам). А у самцов все гены икс-хромосомы неизбежно проявляются в развитии, так как другой икс-хромосомы в кариотипе нет, а игрек-хромосома у дрозофилы, повидимому, никаких или почти никаких генов не содержит.



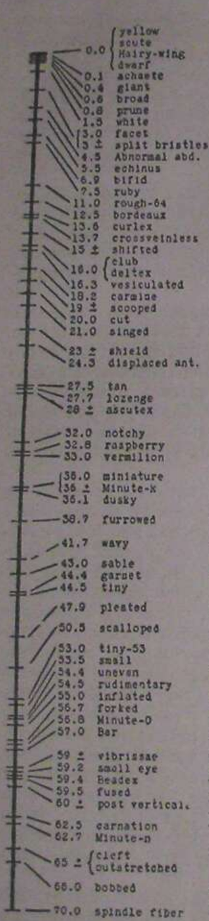
Еще одну группу сцепленных генов не трудно было приурочить к четвертой, самой маленькой паре хромосом, так как в этой группе оказалось очень мало генов—меньше десятка. Две остальные группы, содержащие каждая более сотни генов, были приурочены ко второй и третьей паре хромосом, имеющих почти равную величину.

Эти исследования школы Моргана самым тесным образом связали генетический анализ с хромосомами. Мы убедились, что хромосомы не только индивидуальны по своему внешнему виду, не только являются носителями наследственных свойств, но и что в каждой из них содержатся в известном порядке определенные наследственные задатки, гены.

Вскоре распределение генов по хромосомам началось и у других организмов, у которых удалось изучить достаточное количество наследственных генов. Когда при Институте экспериментальной биологии была организована генетическая станция, где в первую очередь изучалась генетика домашней курицы, А. С. Серебровский приступил к изучению распределения генов по хромосомам, и ему действительно впервые удалось и здесь установить несколько сцепленных хромосомных групп генов.

Но на этом анализ наследственных структур хромосом не остановился. Скрещивая нормальных дрозофил с дрозофилами, у которых в одной из хромосом находились два или более мутированных (измененных) гена, Морган и его сотрудники натолкнулись на одно любопытное обстоятельство. Выше уже было указано, что обычно гены, помещающиеся в одной хромосоме, передаются совместно от родителей к детям. Однако в некоторых случаях из этого общего правила наблюдаются исключения: нормальная и измененная хромосомы могут иногда обменяться своими генами, так что в обеих хромосомах окажется по одному измененному гену. Таким образом, у известного процента потомков при развитии проявится один ген, а у точно такого же процента их братьев и сестер—другой ген. Приходится заключить, что сцепление между генами каждой хромосомы не абсолютное, оно может и нарушаться. Самое замечательное то, что процент таких нарушений в разных скрещиваниях для каждой пары генов оказывается постоянным: для одних пар он близок к нулю, для других приближается к 50%. Это постоянство показывало, что процент нарушения сцепления имеет глубокий смысл, который необходимо было понять.

Морган и его сотрудники решились высказать смелую гипотезу. Они представили хромосому в виде ряда последовательно




связанных друг с другом генов,—вроде нити, на которой нанизаны бусинки. Эта связь держится прочно при всех обычных расщеплениях хромосом по длине, сопровождающих деление клеток от стадии оплодотворенного яйца до взрослой формы. Но есть один момент в жизни хромосом, когда эта связь может частично прерываться: период созревания половых клеток, при котором число хромосом уменьшается вдвое. В этот период хромосомы каждой пары, полученные от отца и от матери, сближаются по длине со своим партнером для того, чтобы через некоторое время разойтись по разным клеткам. В момент сближения, или конъюгации, хромосом попарно партнеры могут обмениваться своими отрезками, а стало быть и мутировавшими генами, если таковые в этих отрезках заключались. Этот обмен американцы назвали «кроссовером», или перекрестом хромосом. На микроскопических препаратах в это время действительно удавалось подметить нечто вроде перекреста.

Из этой модели Морган и его сотрудники сделали важный вывод. Если допустить, что место разрыва и обмена отрезками определяется случайностью, то чем дальше отстоят друг от друг два каких-либо гена в одной хромосоме, тем чаще разрыв между хромосомами должен попадать на промежуток между ними, т. е. тем в большем проценте случаев связи между генами, сцепленными в одну группу, будут нарушаться. Отсюда процент нарушения обычной связи между генами, помещающимися в данной хромосоме, можно взять мерилом расстояния между генами вдоль по хро-

Рис. 12. Генная карта половой хромосомы *Drosophila melanogaster*.

Цифры показывают вычисленные по генетическим опытам расстояния между генами. Справа—названия генов, которые во всех странах пишутся преимущественно на английском языке.



мосоме: гены, дающие 20% расхождения, находятся друг от друга на расстоянии в четыре раза большем, чем гены, дающие расхождение в 5%.

Исходя из этих соображений, Морган и его сотрудники нарисовали карту расположения изученных генов вдоль каждой из четырех хромосом дрозофилы. Эта карта в дальнейшем пополнялась и исправлялась, но в основном она сохранила свой характер до сих пор (рис. 12).

Первое время эта карта была встречена большим недоверием и даже насмешками со стороны биологов, стоявших далеко от изучения генетики дрозофилы. «Как,—говорили они,—мы до сих пор еще не имеем уверенности в существовании генов, каких-то биологических корпускулов, напоминающих молекулы, а нас заставляют поверить, что можно установить порядок расположения этих генов в хромосомах и точно определить расстояние между ними! Это схоластическое теоретизирование, это упрощенчество, механицизм!»

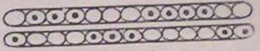


Рис. 13. Схема обмена хромомерами между двумя аналогичными хромосомами (из курса Н. К. Кольцова, читанного в 1903 г., задолго до генетического установления кроссовера).

Вскоре, однако, голосам скептиков пришлось умолкнуть. Слишком доступны проверке были те факты, на которых Морган и его сотрудники строили свою теорию. Во всякой биологической лаборатории, в которой ведется работа по генетике дрозофилы, приходится иметь дело со сцеплениями между генами и с нарушающими это сцепление кроссоверами. В Институте экспериментальной биологии каждый начинающий аспирант допускается к специальной научной работе не раньше, чем он сдаст зачетную задачу: ему дают какую-либо незнакомую для него мутацию, отличающуюся одним геном от нормальной дрозофилы, и он должен путем скрещивания с другими известными мутациями определить, к какой группе сцепления принадлежит этот ген и в каком именно месте на карте соответствующей хромосомы он находится. Случается, что в результате получаются некоторые поправки к установленной карте, но очень незначительные.

Следует еще указать, что, как ни революционной кажется нам теперь идея линейного расположения генов и кроссовера, тем не менее она еще задолго до Моргана как бы «носилась в воздухе» и высказывалась учеными на основании изучения хромосомных структур. У меня сохранились записки того курса цитологии, который я читал в самые первые годы текущего столе-

тия. Привожу здесь точную копию того рисунка, который я давал на лекции, объясняя процессы, происходящие во время созревания половых клеток при сближении двух хромосом одной пары—отцовской и материнской (рис. 13). Тут ясно видны линейное расположение отдельных элементов в каждой хромосоме (термина «гены» тогда еще не было, так как генетика только зарождалась) и обмен этими элементами между расходящимися после временного соединения хромосомами. В сущности, именно так и представляют себе кроссовер современные исследователи (т. е., что при спаривании хромосом происходит не один, а иногда много перекрестов)[1].

## IV

Огромное значение для углублений наших представлений о структуре хромосом имело открытие способов искусственного вызывания мутации.

В продолжение первого периода лабораторного изучения генетики дрозофилы новые мутации возникали как-то сами собой, хотя и с определенной правильностью. На каждые 10 тыс. разводившихся в культурах мух обнаруживалось то или иное наследственное уклонение от нормального типа—мутация, которая затем проявлялась и в ее потомстве. Причины возникновения таких редких мутаций представлялись совершенно неясными. Можно было подумать, что они лежат в самих хромосомах, те или иные участки которых от времени до времени «самопроизвольно», т. е. от каких-то внутренних причин, скачкообразно изменяются, мутируют подобно тому, как отдельные атомы радиоактивных веществ без внешних воздействий, но в строго определенные промежутки времени взрываются с выделением лучистой энергии.

В 1927 г. проф. Меллер впервые показал, что тончайшие наследственные структуры хромосом могут скачкообразно изменяться под действием рентгеновских лучей: таким образом возникают превращения одних генов в другие. Как будто при бомбардировке хромосом рентгеновскими лучами в мельчайших участках хромосом от случайных попаданий вырываются отдельные атомы и радикалы; в результате происходит молекулярная перестройка этих участков, т. е. так наз. «точечные» мутации гена.

[1] В продолжение 25 лет со времени развития учения о кроссовере прочно держалось убеждение, что этот процесс имеет место только у самок дрозофилы, а у самцов почему-то подавлен. Лишь около года назад научный сотрудник нашего института Г. Г. Фризен показал, что и у самцов при известных условиях может происходить кроссовер, но только значительно реже, чем у самок.



Открытие Меллера было подхвачено генетиками всех стран, и советские биологи в этом отношении не отстали от американцев. Этот метод употреблялся у нас для вызывания мутаций не только у дрозофилы, но и у других животных и растений. Так, впервые в нашем институте были поставлены опыты с вызыванием мутаций рентгеновскими лучами у шелковичного червя, а в последние годы они были продолжены в широких размерах бывшим нашим сотрудником Б. Л. Астауровым в Ташкенте и дали очень интересные результаты. И. Н. Свешникова получила большое количество мутаций от действия рентгеновских лучей у посевной вики. Существенную помощь в этом отношении московским генетикам оказал Рентгеновский институт, в связи с которым до сих пор работает Институт экспериментальной биологии. Некоторые генетические лаборатории обзавелись собственными рентгеновскими аппаратами.

Сначала думали, что рентгеновские лучи и различные излучения радиоактивных веществ являются единственными внешними причинами, способными вызвать мутации. Казалось, что и естественные мутации, наблюдавшиеся при лабораторных опытах с дрозофилой, могут вызываться радиоактивностью земных пород, хотя вычисления показывали, что наблюдаемых в природе излучений для этого недостаточно. За последнее время были, однако, обнаружены и другие внешние воздействия, ускоряющие естественный мутационный процесс: повышенная температура (в нашем институте работы П. Ф. Рокитского и А. Н. Промптова), ультрафиолетовые лучи (работа А. Н. Промптова), действие химических веществ и прежде всего иода (В. В. Сахаров). Таким образом, в настоящее время в нашем распоряжении имеется широкий выбор между различными методами воздействия, вызывающими мутации у разнообразных организмов, но все же наиболее активным среди этих методов является воздействие рентгеновскими лучами. Но до сих пор мы не могли открыть ни одного метода, который оказывал бы с п е ц и ф и ч е с к о е воздействие: мутации бывают всегда случайными, неожиданными. Нет методов, которые вызывали бы мутации в какой-либо определенной хромосоме, а тем более в каком-либо определенном пункте той или иной хромосомы.

Следует обратить внимание на одно существенное обстоятельство. Естественные или искусственно вызываемые мутации бывают двух родов. Одни из них происходят в одиночных генах, т. е. в определенных пунктах хромосом,—это так наз. «точечные» мутации. Другие касаются более или менее крупных отрезков хромосом, которые могут обрываться и переноситься на другие хромосомы (так наз. транслокации), или же перевертываться, оставаясь в составе своей хромосомы (так наз. инверсии), или вовсе обрываться и исчезать (нехватки). В некоторых случаях чи-

сло хромосом мутационным порядком увеличивается, в других случаях уменьшается. Большинство таких — «хромосомных аберраций», получаемых в наших лабораториях, а, вероятно, и в природе, нежизнеспособно и быстро погибает, не достигнув полного развития, или же, развившись, не дает потомства. Но некоторые из них выживают и дают начало новым расам, более или менее резко отличающимся от нормальных мух. Это бывает в тех случаях, когда наследственный материал, несмотря на все перестановки и изменения в числе хромосом, остается почти или совершенно неизмененным. В последнем случае только путем генетического изучения результатов скрещиваний удается установить, что изменились группы сцепления генов или расстояния между теми или иными генами внутри хромосом.

## V

Указанные методы вызывания мутаций дали в руки экспериментатора могучее средство для изменения наследственной природы организма. Правда, физики в течение немногих месяцев 1934 г. опередили биологов: за этот короткий срок они научились, разбивая потоками быстро несущихся частиц атомы некоторых элементов, превращать их в другие элементы, в природе не встречающиеся или по крайней мере до сих пор неизвестные. Замечательно, что все новые элементы получаются здесь не случайно, а по строго намеченному на основании теоретических соображений плану. Как уже было указано, биологи, к сожалению, не могут заранее наметить, какие мутации они желают вызвать.

Зато среди получаемых мутаций и хромосомных аберраций биологи могут производить выбор, закреплять их и комбинировать по собственному плану.

В значительной степени параллельными великолепным достижениям физиков являются три работы, произведенные в Институте экспериментальной биологии за 1934 г. с той же мушкой дрозофилой.

Н. П. Дубинин поставил совершенно определенную задачу: получить «изотоп» дрозофилы с тремя парами хромосом вместо четырех обычных. Эта задача была блестяще выполнена в короткий срок, хотя она и казалась сначала очень не простой.

В исходном опыте Н. П. Дубинин бомбардировал рентгеновскими лучами самцов дрозофилы и среди 3 457 разведенных от них культур второго поколения нашел одного самца с интересной транслокацией: одна из мелких хромосом четвертой пары уселась на игрек-хромосому, в результате чего здесь вместо восьми хромосом оказалось семь. В таком виде эта двойная хромосома Y+IV передавалась из поколения в поколение,



но только самцами, так как известно, что у самок игрек-хромосомы обычно не бывает. Для получения и самок с уменьшенным числом хромосом надо было добиться, чтобы четвертая хромосома переселе также и на икс-хромосому. Было мало надежды на то, что в десятках и сотнях тысяч культур от рентгенизации случайно получится такая перестановка, — надо было воспользоваться тою, которая уже имела место.

От времени до времени при созревании половых клеток у самца происходит неправильное расхождение половых хромосом, так что в одну гамету переходят обе половые хромосомы, а в другую ни одной. Женская гамета, оплодотворенная последней, не развивается, но от оплодотворения первым сортом мужских гамет с неразошедшимися половыми хромосомами получается вполне жизнеспособная личинка, а потом и муха, имеющая две икс-хромосомы и одну игрек-хромосому. Н. П. Дубинин дождался такого нерасхождения у своих самцов с объединенной игрек+IV-хромосомой и ввел таким образом эту комбинированную хромосому в самку.

В тех случаях, когда в яйцевых клетках самки вместе с двумя икс-хромосомами помещается игрек-хромосома, при рентгенизации изредка случается, что одна из икс-хромосом и игрек-хромосома обмениваются своими кусками. Такой обмен и произошел в данном опыте в одной клетке: на икс-хромосому переселела часть игрек-хромосомы, несущая четвертую хромосому.

Итак, желаемая самка со сложной икс+IV-хромосомой получилась. Оставалось скрестить ее с самцом, несущим такую же игрек+IV-хромосому, и дождаться такого расщепления, при котором лишние четвертые хромосомы и лишние икс-хромосомы были бы устранены. Получилась раса, сохранившая весь набор хромосомного наследственного материала с некоторым только избытком материала игрек-хромосомы, так как кусочек последней связывал четвертую хромосому с икс-хромосомой (рис. 14). Но весь этот наследственный материал был распределен и у самца и у самки не в четырех, а только в трех парах хромосом. Поставленная задача была блестяще разрешена.

Читатель может подумать, что вся эта работа велась путем непосредственного наблюдения за хромосомными комплексами в микроскоп. Но нетрудно понять, что возможность такого наблюдения в течение всей работы была совершенно исключена. Ведь чтобы рассмотреть хромосомы, необходимо убить муху или даже ее личинку и, стало быть, лишиться возможности получить от нее потомство. А некоторые интереснейшие особи появлялись в единственном экземпляре, и не было никаких прямых указаний на то, каков их хромосомный комплекс.

Указания были только косвенные: расщепление в результате определенных скрещиваний, на основании которых можно было догадаться, что произошло изменение в сцеплении групп генов и в порядке расположения их друг относительно друга. Многие специальные комбинации были весьма остроумно разработаны исследователем в его опубликованных ранее работах. И все-таки в течение нескольких месяцев эксперимент, охватывавший все новые и новые десятки тысяч особей, велся вслепую. Лишь тогда, когда на основании косвенных генетических дан-

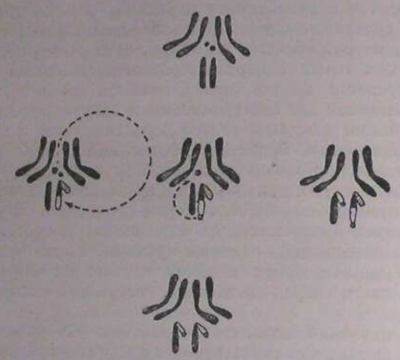


Рис. 14. План экспериментального превращения четырехромосомного комплекса Drosophila melanogaster в треххромосомный (по работе Н. П. Дубинина).

ных Н. П. Дубинин пришел к заключению, что он действительно получил расу с тремя парами хромосом, которая размножалась в чистом виде, появилась возможность использовать особи этой расы для микроскопического исследования хромосом. Эти исследования дали вполне убедительную картину: во всех клетках были ясно видны только три пары больших двуплечных хромосом. Маленькая четвертая пара исчезла как самостоятельное образование, зато икс-хромосомы получили дополнительное колено: на них перескочили хромосомы четвертой пары. Это был действительно «изотоп» нормальной дрозофилы, получение которого было поставлено целью в самом начале так блистательно завершенного эксперимента.

Среди многочисленных видов рода Drosophila есть несколько имеющих подобно нашей Dr. melanogaster четыре пары хромосом (рис. 15 *D*, *H*, *L*), хотя и отличающихся от нее по форме



и величине своих хросомом; другие виды (рис. 15 *A*, *C*, *E*, *G*, *J*, *K*) имеют пять пар; два вида (рис. 15, *F* и *I*)—шесть пар; два вида (рис. 15 *B* и *M*)—три пары. Исследования Н. П. Дубинина делают весьма вероятным, что в двух последних случаях видовые комплексы также произошли путем перескока хромосом четвертой пары на половые хромосомы (*M*) или на одну из пар коленчатых хромосом (*B*). Вопрос о том, может ли у в е л и ч и в а т ь с я число хромосом у дрозофилы от вида к виду и каким способом, остается открытым. Автор, повиди-

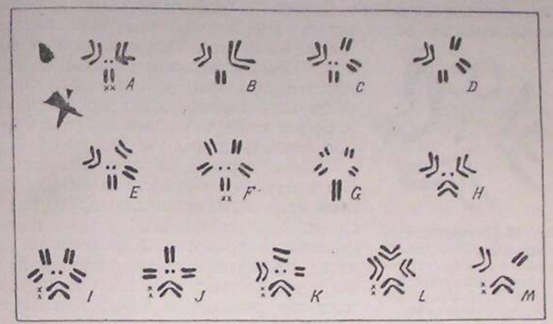



Рис. 15. Хромосомные комплексы различных видов рода Drosophila.

мому, склонен думать, что максимальное видовое число пар хромосом в роде *F* или *I*, т. е. шесть, является первичным.

Экспериментальное получение нового хромосомного комплекса по заранее задуманному плану было первым смелым опытом. Но успех этого опыта проложил дорогу другим экспериментам в том же направлении. В Институте экспериментальной биологии группой научных сотрудников (Н. Н. Соколов, Б. Н. Сидоров и И. Е. Трофимов) был задуман и также успешно проведен сходный по плану, но резко различный по методике эксперимент.

Несколько лет назад американская исследовательница Лилиан Морган случайно натолкнулась на любопытную хромосомную аберрацию у дрозофилы. Здесь одна из хромосом оказалась замкнутой в кольцо. Каким образом это кольцо возникло, исследовательница не могла объяснить. Наша группа генетиков, исходя из чисто теоретических соображений, построила очень сложную гипотезу происхождения кольцевой икс-хромосомы. Составленный план искусственного синтеза

такого хромосомного комплекса казался чрезвычайно трудным и кропотливым. Его невозможно изложить в пределах настоящей статьи. Но сложность работы не остановила наших исследователей, уверенных в правильности своих теоретических построений. Им пришлось провести через опыты около ста тысяч мух, и в течение нескольких месяцев они работали вслепую, комбинируя различные линии дрозофилы и отбирая особи для последующего размножения исключительно по внешним признакам. И только тогда, когда эти признаки показали, что намеченный план эксперимента доведен до конца и привел к ожидаемым результатам, они впервые получили возможность посмотреть хромосомный комплекс. Первый же микроскопический препарат показал полноту успеха и правильность всех теоретических предпосылок: икс-хромосома оказалась действительно кольцевой (рис. 16).



Рис. 16. Полученная экспериментально кольцевая хромосома Drosophila melanogaster (по работе Н. Н. Соколова, Б. Н. Сидорова и И. Е. Трофимова).

Таким образом, в пределах одного биологического института за 1934 г. удалось произвести независимо друг от друга два искусственных синтеза новых комплексов хромосом. Еще немного лет назад проведение таких синтезов было бы невозможным; нехватало теоретических предпосылок и тонкого, гибкого генетического анализа, при помощи которого приходилось заключать о ходе изменений в хромосомных комплексах, не рассматривая микроскопических картин.

Полученные в результате этих опытов новые линии дрозофилы с оригинальными хромосомными комплексами и при спаривании между собой дают потомство с тем же кариотипом. Но они дают плодовитое потомство и с нормальными мухами. Поэтому, хотя отличие между двумя новыми синтетическими формами и нормальной Dr. melanogaster не уступает различиям между видами дрозофилы, оно не влечет за собою невозможности гибридизации, в то время как большинство видов рода Drosophila не дает гибридов.

Однако можно спланировать синтез линий дрозофилы с такими хромосомными комплексами, которые могут размножаться лишь при скрещивании в пределах своей линии и не должны давать гибридов с нормальными дрозофилами. Если такой синтез удастся, то это будет первым случаем экспериментального получения настоящего нового вида организмов, созданного уже не медленным эволюционным процессом, а волей экспериментатора. Дальнейшая эволюция такого нового



вида не только в лабораторных условиях, но и в природе (если только он окажется приспособленным к борьбе за существование) пойдет совершенно самостоятельно, так как он будет прочно изолирован от случайностей гибридизации. Получение такого синтезированного искусственного вида было бы в высшей степени полезно для понимания процесса эволюции. Еще во времена Ч. Дарвина, противники эволюционного учения требовали, чтобы им было показано действительное создание нового вида, и не удовлетворялись опытами растениеводов и животноводов, которые меняли формы сельскохозяйственных растений и животных, однако, не могли добиться естественной изоляции их: ведь все породы собак, лошадей, рогатого скота и пр. скрещиваются между собой и дают плодовитое потомство. Дарвинисты оправдывались тем, что виды создаются в природе в течение десятков и сотен тысяч лет. Возможно, что успехи генетики и генетической цитологии сократят эти сроки до немногих месяцев.

Идея искусственного получения расы дрозофил с такими хромосомными комплексами, которые не допускали бы скрещивания с нормальными мухами при свободном размножении внутри этой расы, уже давно зародилась в Институте экспериментальной биологии. Можно построить несколько планов искусственного получения таких рас (или точнее «видов»), исходя из тех или иных хромосомных аберраций, в особенности «инверсий» (т. е. поворотов хромосомных отрезков на 180%), затрудняющих в большей или меньшей степени спаривание инвертированных хромосом с нормальными при образовании гамет. Одна из моделей такого типа была построена у нас Б. Ф. Кожевниковым: в течение 1934 г. после ряда кропотливых опытов он приблизился к ее осуществлению. Им уже получена раса Drosophila melanogaster, достаточно хорошо размножающаяся внутри себя, но почти совершенно бесплодная при скрещивании с нормальными дрозофилами. По внешности этот новый «вид» дрозофилы почти не отличается от природной Dr. melanogaster и его хромосомные комплексы содержат то же число хромосом. И все же это, повидимому, два отдельных вида, которые отличаются друг от друга затрудненностью гибридизации почти в той же степени, как Dr. obscura отличается от Dr. pseudoobscura Frolova (см. рис. 5, стр. 68).

Я считаю, что работа Б. Ф. Кожевникова может оказаться одним из замечательнейших достижений современной генетики, именно той отрасли ее, которая не только изучает, но и созидает, и притом не путем простой гибридизации, а по заранее обдуманному плану перестройки хромосомного аппарата.

## VI

Изложенные выше достижения генетики намного перегнали наши знания о микроскопической структуре хромосом. До недавнего времени мы не видели в последних образований, соответствующих генам, и отмеченные выше картины линейного расположения элементов внутри хромосом и при кроссовере были не более как схемами.

Сначала мы представляли себе хромосому как нечто цельное, как массу определенного вещества, «хроматина», отличающегося способностью окрашиваться от действия некоторых красок. Отсюда и греческие наименования: «хроматин»—окрашивающееся вещество и «хромосома»—окрашивающееся тело. Казалось, что именно это окрашивающееся вещество и есть носитель наследственности. Мало-помалу, однако, наши представления о структуре хромосом усложнились. Химический анализ устанавливал слишком большую однородность и сравнительную простоту хроматина во всем животном и растительном царстве, несовместимые с величайшим разнообразием наследственных факторов. Наиболее специфическая окраска для хроматина, так называемая фельгеновская, оказывалась реакцией на тимонуклеиновую кислоту, т. е. сравнительно простое органическое соединение, которому было бы странно приписывать роль носителя наследственных свойств. Притом же в промежутках между двумя делениями клеток это вещество пропадает, между тем как структуры, приписываемые хромосомам генетиками, настолько сложны, что было бы безумием допускать возможность хотя бы и временного их распада.

Все это приводит к заключению, что носителя наследственных факторов нужно искать не в хроматине, а в каких-то других структурах того сложного образования, которым является хромосома. Хроматин—только питательная среда, поддерживающая обмен веществ между генами и плазмой ядра, быть может, также футляр, защищающий наследственные структуры от внешних повреждений.

Попытки открыть тонкие структуры внутри хромосом предпринимались уже давно. Еще в 1908 г. Х. Бонневи описала спиральные нити внутри некоторых крупных хромосом, и с тех пор подобные спиральные нити описывались неоднократно на многих объектах, иногда и в живом состоянии, и получили в литературе название хромонем; они вытягиваются при удлинении хромосом и более или менее сильно закручиваются, когда хромосома укорачивается. Таким образом, они играют роль скелетного каркаса, определяя форму и длину хромосомы. Но может быть это не единственное и даже не главное их значение. Название «хромонема», т. е. окрашиваемая нить, как будто указывает на хорошую окрашиваемость ядерными кра-



сками, но это не всегда оказывается верным: иногда спиральная нить описывается как неокрашиваемая—ахроматиновая.

В качестве второго структурного элемента хромосомы описывались «хромомеры»—иногда отчетливо наблюдаемые капли или зерна хроматина, располагающиеся вдоль хромосомы, как бусинки на нитке или как капли воды на телеграфной проволоке. Расположение хромомеров соответствует линейному расположению генов на генетической карте хромосом, и потому естественно, что многие исследователи были склонны именно в хромомерах видеть гены или группы генов. Это мнение в особенности утвердилось после того, как на некоторых объектах было показано, что в аналогичных парных хромосомах порядок расположения хромомеров оказывается сходным (рис. 17).

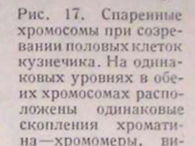


Рис. 17. Спаренные хромосомы при созревании половых клеток кузнечика. На одинаковых уровнях в обеих хромосомах расположены одинаковые скопления хроматина—хромомеры, висящие, как капли, на нитях—генонемах.

1934 год принес удивительное открытие. Уже полвека назад Бальбиани обратил внимание на замечательные ядерные структуры в огромных клетках слюнных желез у ряда насекомых, в частности, у личинок мотыля. Здесь внутри ядра можно видеть клубок толстых поперечно исчерченных нитей, которые старые исследователи (Карнуа, Лейдиг) сравнивали с поперечно-полосатыми мышечными волокнами, находя в них, с одной стороны, поперечные диски, распадающиеся на зерна, а с другой—продольные фибриллы, связывающие зерна дисков между собою. Долгое время не решались отождествлять эти структуры с нормальными хромосомами, хотя уже давно было известно, что клубок в ядрах слюнных желез распадается на отдельные отрезки, по числу более или менее соответствующие хромосомам. В 1933 г. немецкий цитолог Гейц уже определенно высказался в пользу такого соответствия, но неопровержимые доказательства правильности этого взгляда дал американский генетик Пайнтер на основании своих исследований структуры ядер в слюнных железах дрозофилы.

Пайнтер доказал, что здесь имеются налицо все четыре пары хромосом, характерные для вида, но с двумя особенностями: во-первых, гомологичные хромосомы каждой пары тесно спаяны между собою, а во-вторых, коленчатые хромосомы второй и третьей пары распадаются поперек каждая на два самостоятельных отрезка, так что в результате вместо четырех двойных хромосом их оказывается шесть.

Все эти шесть хромосом Пайнтер узнает «в лицо», руководствуясь их структурой. Он показывает, что хромосомы резко отличаются от поперечнополосатых мышечных волокон в том

отношении, что поперечные диски здесь отнюдь не одинаковы по длине всех хромосом, а резко индивидуальны: толстые неравномерно чередуются с тонкими, и расстояния между разными дисками различны, оставаясь постоянными для каждой пары

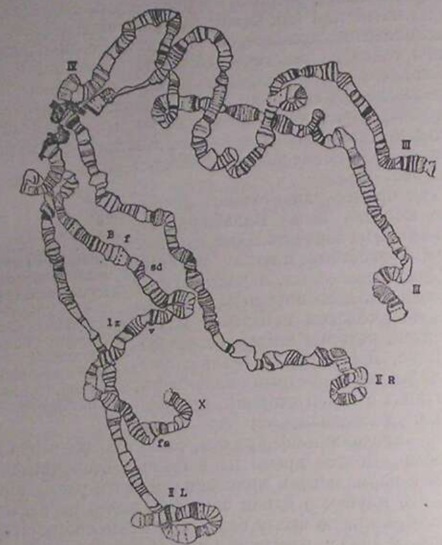



Рис. 18. Хромосомный комплекс в ядрах клеток слюнных желез Drosophila melanogaster.

X—икс-хромосома; II и II—левая и правая половинки второй хромосомы; III—III две половинки третьей хромосомы; IV—четвертая хромосома; fa, lz, v, sd, f, B—места положения определенных генов.

соседних дисков. По расположению дисков удается узнавать определенные хромосомы, как они изображены на рисунке Пайнтера, ставшем за несколько месяцев классическим. Сразу бросается в глаза яркое соответствие между этими картинами структуры хромосом и гипотетическими картинами линейного расположения генов внутри хромосом, нарисованными генетиками (рис. 18). Пайнтер убедительно доказывает, что это соответствие не кажущееся, а реальное. Он изучает структуру хромосом в слюнных железах у таких рас дрозофилы, которые



характеризуются определенными хромосомными аберрациями — транслокациями, инверсиями и т. п., и находит, что здесь перемещаются соответствующие участки исчерченных хромосом от такого-то диска до такого-то. Так как генетические опыты позволяют установить с точностью часто до одного гена, какие именно гены перемещаются, Пайнтер устанавливает для многих сегментов их точное генетическое значение. На рис. 18 латинскими буквами обозначены определенные по такому методу генетические значения нескольких сегментов икс-хромосомы. В последней работе, пришедшей к нам в январе 1935 г., Пайнтер дает более подробный анализ генов, размещенных им в сегментах всех хромосом слюнных желез.

Данные и выводы Пайнтера казались столь необычными, что, вероятно, не сразу были приняты на веру многими генетиками и цитологами. Но их нетрудно было проверить. Едва мы ознакомились с первым коротеньким сообщением, напечатанным на одной странице журнала «Сайнс», в Институте экспериментальной биологии закипела работа. Нетрудно было овладеть несложной методикой изучения хромосом в слюнных железах дрозофил. В нашем живом музее имеются сотни мутаций и хромосомных аберраций этой лабораторной мухи. Прошло немного дней, и мы убедились, что Пайнтер прав. В микроскоп действительно можно видеть гены, расположенные в линейном порядке вдоль хромосомы, как на карте, построенной на основании генетических данных.

Это одно из величайших открытий в области генетики, которое можно сопоставить лишь с доказательством реального существования молекул и атомов. Ведь последние, подобно генам, долгое время считались лишь абстрактными понятиями. Напомню, что еще четверть века назад один из крупнейших химиков того времени Вильгельм Оствальд решительно боролся против допущения реального существования молекул.

В своей статье, напечатанной в «Сайнс» осенью 1934 г.[1], я дал такую картину структуры хромосом в клетках слюнной железы насекомых (рис. 19). На основании собственных наблюдений я пришел к следующему представлению о структуре хромосом вообще. Каждая хромосома представляет сложное образование, наиболее существенной частью которого является продольная нить, состоящая из ряда генов; я называю ее поэтому генонемой. Морфологически она соответствует «хромонеме» прежних авторов, но в отличие от большинства последних я считаю то или иное отношение к окраскам несущественным и меняющимся от случая к случаю или от стадии

[1] Science, 5/X 1934.

к стадии в пределах одной и той же клетки. В известные периоды хроматин сплошь обливает всю генонему и заполняет почти целиком хромосому, так что все детали структуры последней скрываются. В другие периоды хроматин скопляется лишь в определенных пунктах вокруг генонемы, и тогда линейная диференцировка последней выражается ясно. Эти зерна или капли хроматина—хромомеры—соответствуют по месту каким-то химическим особенностям генонемы. Но сам хроматин может быть очень простым и однородным повсюду веществом. Таким образом, не хромосому в целом, а только генонему следует считать подлинным носителем наследственных свойств.

Рис. 19. Структура хромосом в ядрах клеток слюнных желез дрозофилы (по работе Н. К. Кольцова).

Генонема окружена хромоплазмой, химический состав которой может изменяться в зависимости от распределения пропитывающего ее хроматина. В хромоплазме происходит обмен веществ между ядерной плазмой и генонемой, конечно, различный на разных стадиях. Вероятно, на границе хромосомы имеется оболочка—хромолемма—или по крайней мере измененный поверхностный слой хромоплазмы, определяющий проницаемость в том или ином направлении и носитель двойного электрического слоя. Хроматин, хромоплазма и хромолемма относятся к фенотипу хромосомы и могут быть различны в разных клетках одного и того же организма и на разных стадиях одной и той же клетки. К генотипу хромосомы относится лишь генонема, которая имеет одинаковое видовое строение во всех клетках, изменяясь лишь от расы к расе или от мутации к мутации.

Обычно в каждой хромосоме непосредственно после деления бывает одна генонема, которая очень рано, подготовляясь к следующему делению клетки, расщепляется продольно на две. Но в больших спокойных ядрах насекомых (не только в слюнных железах, но и в ряде других тканей) число генонем путем расщепления увеличивается до 4 или 8, а может быть и более. В «дисках» спаренных хромосом слюнных желез дрозофилы часто можно различить около 16 отдельных зерен—хромомеров. Даже в живых хромосомах можно нередко заметить, что эти зерна дисков связаны от диска к диску тончайшими продольными нитями, которые я считаю генонемами.



Прежние наблюдатели, Карнуа и Лейдиг, изучавшие, главным образом, живые слюнные железы и находившие внешнее сходство хромосом с поперечнополосатыми мышечными волокнами, были, по моему мнению, на гораздо более правильном пути к толкованию тончайших структур, чем более поздние авторы, напутавшие из-за того, что они изучали преимущественно разрезы на мертвых зафиксированных препаратах.

С тех пор как мы овладели методикой изучения слюнных желез дрозофилы и убедились в реальном существовании генов, в Институте экспериментальной биологии развернулась большая работа. Сформировалась бригада молодых генетиков-цитологов в составе Н. П. Дубинина, В. В. Сахарова, Н. Н. Соколова и Г. Г. Тинякова, которые все свои генетические исследования сопровождают цитологическим анализом гигантских хромосом. Уже опубликована одна работа Н. П. Дубинина и сданы в печать пять коллективных работ бригады, затрагивающих сложные теоретические вопросы о силах сцепления между хромосомами.

## VII

Итак, мы пришли к заключению, что задатки всех наследственных особенностей, как видовых, так и расовых и индивидуальных, заключены в генонемах в виде обособленных правильно расположенных в один ряд единиц—генов. Генонемы обычно имеют несколько микронов или десятков микронов в длину при субмикроскопической, а иногда и ультрамикроскопической ширине, колеблющейся около 0,1 микрона. На основании своих исследований над некоторыми генами, заключенными в одном из дисков на конце икс-хромосомы у дрозофилы, Г. И. Меллер и А. А. Прокофьева выводят, что диаметр отдельного гена не превышает 200—300 ангстремов (ангстрем—0,0001 микрона).

С какими же образованиями в неорганической природе можем мы сравнить эти удивительные структуры?

Еще в 1927 г. в своей речи, произнесенной на съезде зоологов в Ленинграде, я развил гипотезу, что генонема есть не что иное, как огромная белковая молекула, или пучок одинаковых длинных молекул—мицелла. В то время эта гипотеза могла казаться парадоксальной, так как химикам не были известны молекулы столь гигантских размеров или даже сколько-нибудь приближающиеся к подобным размерам. Однако уже тогда некоторые химики заговорили о том, что целлюлоза и ее производные построены из очень длинных молекул или пучков молекул—мицелл, в составе которых группы $C_6H_{10}O_5$ связаны между собой главными валентностями. Но доклад Г. Марка,

отстаивавшего эту точку зрения на съезде немецких естествоиспытателей и врачей в Дюссельдорфе в 1926 г., встретил резкие возражения. Лишь мало-помалу эта точка зрения на строение *длинных молекул целлюлозы и других сложных органических соединений* укрепилась в химии. Большую роль здесь играл анализ высокомолекулярных соединений при помощи рентгеновских лучей. В своей книге *«Строение высокополимерных органических естественных соединений»*, вышедшей в 1930 г., Курт Мейер и Г. Марк, первые из химиков, упоминают, ссылаясь и на мою работу, о возможности представить белковую молекулу длиной в хромосому. Они находят, что длина мелких хромосом только в десять раз превышает длину известных длинных цепных молекул. Еще дальше идет Г. Штаудингер, который утверждает, что длина цепных молекул каучука достигает 0,8 микрона, стало быть, вплотную приближается к длине мелких хромосом. Но он далек от мысли считать эту величину предельной длиной молекулы и полагает, что *протеиновые молекулы при молекулярном весе* в 500 000 *и более* должны быть гораздо длиннее молекул каучука. Штаудингер указывает на то, что такое объяснение может быть приложено и к хромосомам. Он прямо говорить здесь об одиночных молекулах, отказываясь вводить представление о пучках молекул, мицеллах.

Такую же точку зрения на возможность существования огромных протеиновых цепных молекул развивает в своей недавно вышедшей книге английский химик-органик Астбери (1933).

Поэтому я считаю себя вправе думать, что высказанная мною восемь *лет назад мысль о хромосоме-молекуле в настоящее время* не является такой парадоксальной, как она могла казаться раньше.

*Еще более* парадоксальным казалось изложенное мною тогда же предположение, что сложные молекулы протеиновых соединений не могут создаваться в организме заново и что мы не в состоянии рассчитывать на искусственный синтез даже определенного октокайдекапептида, так как последний имеет триллион изомеров. Я формулировал эту мысль в тезисе: Omnis molecula e molecula, т. е. всякая (конечно, сложная органическая) молекула возникает из окружающего раствора только *при наличии уже готовой молекулы,* причем соответствующие радикалы помещаются путем аппозиции (ван-дер-Ваальсовыми силами притяжения или силами кристаллизации) на те пункты имеющейся налицо и служащей затравкой молекулы, где лежат такие же радикалы.

Процесс ассимиляции белковых соединений в протоплазме, ядре и хромосомах есть, по моему мнению, не что иное, как



процесс роста *кристаллов при наличии готовых кристаллических решеток.* Мне было очень приятно шесть лет спустя после того, как эта гипотеза была мною опубликована в немецком биологическом журнале, найти в работе химика Штаудингера ту же идею повторенною почти в тех же выражениях.

Свою гипотезу молекулярного строения хромосомы я могу иллюстрировать схемой, опубликованной мною в 1928 г. (рис. 20). На рисунке изображена хромосома, внутри которой проходят две генонемы, как это бывает обыкновенно задолго перед делением клетки. Каждая генонема представляет пучок длинных молекул, из которых на рисунке изображены *только две.* Все четыре изображенных молекулы имеют совершенно одинаковое строение и состоят из ряда белковых радикалов, связанных между собою главными валентностями. В каждом пучке сходные молекулы сдерживаются боковыми связями. Бо́льшая часть хромосомы между генонемами и оболочкой хромосомы (хромолеммой) заполнена хромоплазмой и *хроматином,* в состав которого в качестве элемента обмена веществ входят те же самые радикалы—гены, из которых состоит генонема, или частицы, обломки этих радикалов, а также нуклеиновая кислота. При росте генонемного пучка молекул эти радикалы располагаются так же, как при кристаллизации, именно в тех местах кристаллической решетки, где находятся такие же радикалы. На схеме с внутренней стороны генонем нарисовано несколько *уже сложившихся* отрезков. Когда толщина генонемного пучка молекул путем обрастания доходит до известного предела, генонема расщепляется вдоль. В разные моменты жизни клетки обмен радикалами может итти в разные стороны: то из нуклеоплазмы в хромосому, то из хромосомы в нуклеоплазму.

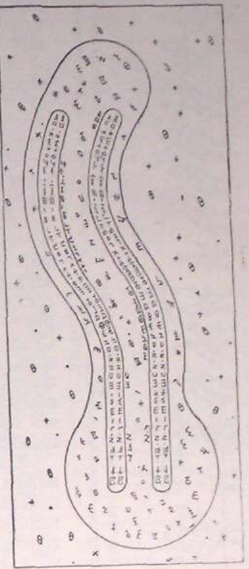


Рис. 20. Схема хромосомы по Н. К. Кольцову (1928).

Представленные на схеме радикалы генонемных молекул вполне соответствуют генам. Американский генетик Демерец,

критикуя мою гипотезу в частном письме, задал мне вопрос: как же может происходить кроссовер, при котором две хромосомы обмениваются своими отрезками? Но ведь это—обычная обменная химическая реакция, при которой две молекулы обмениваются своими ионами, вроде простейшей $NaCl + AgNO_3 = NaNO_3 + AgCl$.

Рис. 21. Схема строения молекулы простейшего белкового соединения—полипептида. Кружками обозначены атомы кислорода, полукружками—водорода, квадратиками—углерода и треугольниками—азота.

Меня спрашивали также, почему инверсия, т. е. поворот того или иного куска хромосомы на 180°, при котором резко изменяется порядок расположения радикалов в генонемной молекуле и получается изомер, не влечет за собою обычно резкого изменения или даже гибели организма. Но, во-первых, в таких огромных молекулах изменение порядка радикалов должно сказываться, вероятно, значительно слабее, чем в малых молекулах. А во-вторых, при инверсиях и транслокациях, согласно самым последним работам (в Америке—Стертеванта и у нас—Дубинина и Сидорова, а также Меллера и Прокофьевой), на самом деле при каждом перемещении гена с одного места на другое обычно наблюдается некоторое изменение его проявления (так называемый «эффект положения»).

Какой же химический характер мы можем приписать отдельным генам, радикалам генонемной молекулы? Здесь мы находимся, конечно, в области чистых гипотез и не можем их обосновать. Только в виде примера я привел в своей работе 1927 г. структуру гептакайдекапептида, представляющего семнадцать аминокислот, связанных главными валентностями в одну продольную цепь (рис. 21). Эта цепь имеет в длину около 100 ангстремов, т. е. 0,01 микрона, а толщину меньше 10 ангстремов при молекулярном весе 2 446. Для белковой молекулы, молекулярный вес которой может превышать полмиллиона, это, конечно, очень простенькая частица. Демерец в своей статье «Что такое ген?» приводит, также лишь в виде примера, план другой молекулы, близкой к той тимонуклеиновой кислоте, из которой состоит масса хроматина. Но это



тоже очень простенькая молекула, состоящая всего из 170 атомов. Может быть, отдельные гены имеют действительно подобный вид: генонема, заключающая тысячи подобных радикалов, окажется уже очень сложным образованием.

В выпуске «Nature» от 22 декабря 1934 г. помещено любопытное сообщение мисс Рэнч: «Поведение хромосом в терминах молекулярных структур». Она вполне разделяет развитое мною воззрение, что генонема—длинная цепная молекула, и вводит одно упрощающее предположение, которое, как мне кажется, заслуживает внимания. Рэнч принимает, что в основе генонемной молекулы лежит цепь однообразно повторяющихся простых звеньев, как это установлено для молекулы целлюлозы или парафина. Автор предлагает даже определенную структуру для этой основной цепи хромосомной молекулы, а именно структуру клюпеина—полипептида, который извлекают в значительном количестве из спермы рыб. Молекула клюпеина состоит из связанных в цепь звеньев, каждое из которых заключает полипептид, состоящий из нескольких чередующихся аминокислотных остатков: аргинина (А) и моноиминокарбоксиловой кислоты: (М):МААAМАААМАА.

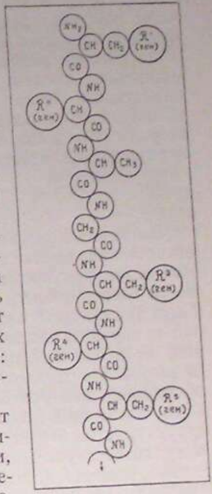


Рис. 22. Схема молекулярной структуры генонемы.

Боковые радикалы—гены—связаны с отдельными звеньями дипептидной цепи аланинглицина (фиброина шелка).

Водородные остатки аргинина могут легко замещаться теми или иными радикалами—разными в разных звеньях цепи, что дает возможность бесконечной диференцировки цепи, вполне удовлетворяющей требованиям генетиков. В кратком сообщении автор не развивает с полной ясностью своих представлений, но, связывая его мысль с теми взглядами, которые я уже давно развиваю, я могу изобразить такую схему структуры хромосомной молекулы и ее эволюции (см. рис. 22).

Первоначально, когда у простейших организмов впервые слагались генонемные молекулы, они были представлены однообразными более или менее длинными цепями из одинаковых звеньев, вроде кератина или серицина. Каждое звено состояло из немногих простых радикалов. При дальнейшей эволюции организма эти молекулы постепенно усложнялись путем присоединения к некоторым звеньям боковых радикалов.

получающих значение генов. Мало-помалу число этих боковых цепей, размещенных в определенных пунктах генонемы, увеличивалось и самые радикалы все более усложнялись. Микроскопическая картина хромосом в слюнных железах дрозофилы представляет картину уже очень высокой диференцировки генонем. Если признать, что поперечные диски соответствуют генам, то здесь мы должны поместить именно боковые радикалы или цепи радикалов, которые адсорбируют ярко окрашенный хроматин. В таком случае неокрашиваемые сегменты, в которых мы различаем продольные нити, придется признать основными цепями, не осложненными сложными боковыми придатками. Но при дальнейшей диференцировке и сюда могут присоединяться боковые радикалы—новые гены, а с другой стороны, уже имеющиеся боковые радикалы могут осложняться и упрощаться в мутационном процессе.

* * *

Вспомним о заседании съезда естествоиспытателей и врачей, которое имело место сорок лет назад: сложнейшие наследственные структуры хромосом по Мензбиру и сведение всей сложности ядер к немногим молекулам по Колли. И теза и антитеза были поставлены правильно в их очевидном противоречии. Но за сорок лет наши знания о структуре хромосом и о строении белковой молекулы подверглись глубокому изменению. В результате те взгляды, которые нам тогда казались несовместимыми, при углублении наших знаний постепенно сблизились. Хромосома и теперь для нас имеет чрезвычайно сложную структуру, но это не препятствует нам принять за ее основу одну гигантскую белковую молекулу.

Мы, конечно, не должны увлекаться достигнутыми успехами, тем более что в своей химической части они далеки от завершения, более того—еще весьма спорны. За нашей нынешней синтезой еще придет новая антитеза, но это будет уже новый этап развития науки. И вряд ли, по крайней мере у нас в Союзе, найдется хотя бы один ученый, который решился бы объявить вслед за Л. Н. Толстым все эти научные изыскания бесплодными и никчемными.

## VI. РОЛЬ ГЕНА В ФИЗИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ[1]

1

XX век уже успел сыграть большую роль в развитии теоретической биологии. За последние 35—40 лет возникли и достигли высокого развития четыре новых биологических науки. Год рождения физиологии развития, названной своим крестным отцом Вильгельмом Ру—«механикой развития» (1895)—год выхода в свет Archiv für Entwicklungsmechanik. Рождение генетики совпадает с рождением нашего века. По мнению Прайда современная биохимия родилась в 1906 г., когда возник Biochemical Journal. Может быть труднее определить период, когда из недр микроскопической анатомии вышла как самостоятельная наука цитология, но достаточно сравнить первое издание известной книги Эдмунда Уильсона «Роль клетки в явлениях наследственности и изменчивости», вышедшее в 1896 г., со вторым изданием 1902 г., чтобы отнести отмежевание современной цитологии к этому промежутку времени.

Расцвет четырех новых и притом экспериментальных научных дисциплин, казалось бы, должен был дать мощный толчок развитию синтетической биологии. Этого, однако, пожалуй до сих пор не случилось. Каждая из этих наук поторопилась в значительной степени отмежеваться от своих сестер и пойти своей независимой дорогой. Долгое время политика «splendid isolation» была принципиально принята для себя каждой из них. Укажу на то, что французский представитель физиологии развития Альбер д'Альк в предисловии к своей только что вышедшей прекрасной книге «Опыт каузальной эмбриологии» прямо пишет, что он не будет касаться проблем цитологии, генетики и биохимии, так как они хорошо освещены в других книгах (Э. Вильсон, Нидгэм, Т. Морган и др.). Он полагает, что при таких условиях он все же в праве развивать проблему каузальной эмбриологии.

---

[1] Речь на конференции по экспериментальному морфогенезу, организованной при Всесоюзной Академии наук в июле 1935 года. Напечатано в Биологическом журнале, том IV, вып. 5, 1935.

Я позволю себе присоединиться к тем, кто полагает, что взаимное сотрудничество лучше изоляции, и попытаюсь еще раз, как в нескольких своих прежних выступлениях, показать, что для физиологии развития очень важно связать свою научную область с генетикой, цитологией и биохимией. Вот почему я так дорожу организацией своего Института экспериментальной биологии, где все эти научные течения объединены в единое целое.

Организаторы механики развития, подчеркивая свою изоляцию, избегают называть свою область термином физиологии развития, предпочитая если не старое название «механики», то «динамика развития», или «экспериментальный морфогенез», или «экспериментальная эмбриология». Они подчеркивают, что их задача изучать изменение формы, «морфы», в противоположность изучению физических и химических жизненных процессов, которыми занимается физиология. И так как «форму», «организованную систему» они признают важнейшей качественной особенностью жизни, то они считают свою науку основной биологической наукой, биологией «par excellence». Конечно, изменение морфы является типичной особенностью жизни, но только наряду с обменом веществ и сменой энергии. Лишь вместе в общей связи эти три процесса составляют качественную характеристику жизни. Нет такого жизненного процесса, составляющего предмет физиологического изучения, который не включал бы в себе все эти три элемента. Передача раздражения по нерву, сокращение мышцы, выделение железистой клетки является не только физико-химическим процессом, но и изменением системы, морфы; а с другой стороны, мы ничего не поймем в процессе свертывания эктодермальной нервной трубки, если упустим из виду, что оно сопровождается теми или иными физико-химическими изменениями системы. Сама по себе морфа отнюдь не является исключительной особенностью жизни, так как ведь каждый атом и каждая молекула являются динамической системой, имеющей определенную форму. Если бы процесс превращения атома хлора и атома серебра в молекулу хлористого серебра совершался не со столь молниеносной быстротой и был доступен нашему анализу, то мы тоже, пожалуй, могли бы говорить о развитии молекулы, об ее «эмбриологии». Значит одно наличие морфы отнюдь не может определить качественного своеобразия жизни; для этого требуется более углубленная характеристика. Значит механика развития является не в меньшей мере одной из глав общей физиологии или биологии, чем учение о раздражимости или секреции.

При этом не следует забывать, что физиология развития является лишь одним из участков всего учения об изменении



формы. В понятие физиологии или механики развития не включают эволюционного учения, которое относится обычно к области описательной биологии, а в своей доступной эксперименту части—к генетике. Физиология развития изучает только процессы, происходящие при переходе из яйца в сложный диференцированный организм. К тому же это изучение проводится обычно исключительно с точки зрения эпигенеза как процесс возникновения все новых и новых свойств в развивающемся организме. Очень часто забывают про другой, не менее законный взгляд на процесс индивидуального развития—эволюционный: ведь нас интересует не только вопрос, как и почему возникают все новые и новые свойства в развивающемся зародыше, но так же и другая, не менее важная проблема: почему из яйца курицы развивается курица, а из яйца утки—утка? Этой последней проблемой современная физиология развития не занимается.

С точки зрения этой второй—генетической—проблемы индивидуальное развитие является процессом превращения одной чрезвычайно сложной системы в другую, столь же сложную, но качественно иную. Если мы забудем о чрезвычайной сложности организации яйца и в особенности яйцевого ядра, то мы не будем в состоянии понять причинной связи тех процессов, которые происходят при развитии, и принуждены будем ограничиваться в значительной степени описанием последовательности этих процессов и тех изменений, которые вызываются экспериментальными нарушениями их нормального хода. Поэтому знание той системы, которую представляет яйцо, совершенно необходимо для того, чтобы поднять физиологию развития на уровень настоящей биологической науки.

2

Когда 40 лет назад формировалась механика развития, мы еще очень мало знали об организации ядра. Было, конечно, известно, что обе гаметы развиваются из одинаковых клеток с одинаковыми ядрами и обе содержат одинаковое число хромосом. Уже было широко распространено мнение, что хромосомы являются носителями наследственных свойств, но так как прямых доказательств этому не было, то такая точка зрения многими цитологами оспаривалась. Некоторые предпочитали приписывать главное значение в развитии яйца протоплазме клеточного тела и ее различным включениям—вроде митохондриев. Физиологи развития мало вмешивались в этот спор, считая его за пределами своей методики и своих проблем.

Но теперь ни один биолог не может считать этот спор неразрешенным. Победоносное *развитие* генетики привело к установлению того факта, что наследственные признаки организма предустановлены *в своей* главной массе, а, вероятно, исключительно в тончайших особенностях организованной ядерной системы, *в структуре* хромосом, а может быть даже в хромонемах или генонемах, осевых, часто спиральных нитях, заложенных внутри хромосом.

В начале века после классической работы Т. Бовери (1902) едва намечалось представление о том, что каждая хромосома является носителем определенной группы наследственных свойств и потому не может быть заменена другой хромосомой. Развитие генетики и в особенности исследования Т. Моргана и его школы над дрозофилой сделали этот вывод несомненным. В настоящее время физиолог развития *может* с *уверенностью* опираться на тот факт, что наследственная структура яйца является сложной системой *генов, в определенном порядке* расположенных по отдельным индивидуальным хромосомам. Последний год *показал, что это не только умозрительное* представление, выведенное на основании косвенных заключений из *генетических фактов:* это—реальная картина, которую можно увидать. Я ссылаюсь на помещенный в предыдущей статье *рис.* 18 (стр. 650), изображающий по Пайнтеру картину структуры хромосом в слюнных железах Drosophila. Каждый сегмент этих хромосом соответствует какому-либо гену или даже нескольким генам, и для некоторых сегментов их гомология с определенными генами установлена путем генетических опытов с большой точностью. За один только год из нашего Института экспериментальной биологии и из общего отдела Института генетики Академии, которым заведует проф. Меллер, вышел целый ряд генетико-цитологических работ, подтверждающих теорию Пайнтера и значительно углубляющих наши представления о физиологических процессах, происходящих в хромосомах. Генетически обусловленные изменения морфогенеза, в особенности те, которые ведут к гибели на стадии куколки или к стерильности мух, сопровождаются часто ясными изменениями структуры хромосом слюнных желез личинки, выпадениями иногда очень незначительного числа сегментов или инверсиями, поворотами на 180° того или иного участка. Даже транслокации, обмен участками между двумя негомологичными хромосомами при сохранности всех генов, всех сегментов ведет за собой часто изменение морфогенеза. Морфогенетический «эффект положения гена в системе в результате его транслокации на другое место или переворота—инверсии—составляет в течение последних месяцев интереснейший объект исследований *наших* генетиков.



Неужели же при таких условиях *можно говорить,* что биолог, изучающий физиологию развития, может оставить без внимания успехи генетики и наши достижения в области цитологии хромосомного аппарата? Можно, пожалуй, возразить, что тонкие структуры хромосом установлены лишь на одном исключительном объекте—в слюнных железах дрозофилы. Здесь ядерные структуры уже полвека назад обратили на себя *внимание цитологов,* и Пайнтер только расшифровал их значение. *Я полагаю, однако,* что открытие Пайнтера может быть перенесено и на другие объекты и прежде всего на овоциты и сперматоциты самых различных организмов—например кузнечиков (рис. 1) или лилейных растений. Я почти уверен, что в скором времени они будут найдены и у любимого объекта биологов, изучающих механику развития,—в овоцитах амфибий. Здесь хорошо известны замечательные хромосомы в виде *ламповых щеток, очень* напоминающие по своей структуре хромосомы слюнных желез дрозофилы (рис. 2). *Их надо пересмотреть с этой новой точки зрения.* Правда, по генетике амфибий мы до сих пор знаем, к сожалению, очень *мало.* Однако, генетическая работа, по крайней мере с аксолотлями, не представляет большой трудности и требует только много времени. Это препятствие, вероятно, будет скоро преодолено.

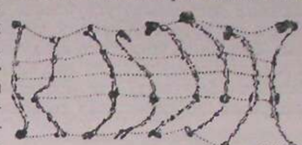


Рис. 1. Структура хромосомы *B* в сперматогенезе *Phrynotettyx* по Венриху.

Восемь хромосом из разных комплексов, показывающих одинаковое расположение крупных хромомеров.

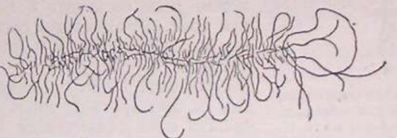


Рис. 2. «Ламповые щетки» в хромосомах овоцитов акулы Pristiurus по Рюккерту (Festschrift für Kupfer, 1899).

С другой стороны, к дрозофиле обычные методы эксперимента, *которыми пользуется механика развития,*—методы микроопераций яйца и зародыша—технически трудно применимы. *Правда, для изучения* физиологии развития некоторых насекомых выработаны особые методы, но к дрозофиле они еще не применялись. И лишь за самые последние месяцы был неожи-

данно открыт принципиально новый генетический подход к изучению *физиологии* развития дрозофилы, о котором я буду говорить позднее.

Во всяком случае не подлежит сомнению, что объединение двух биологических дисциплин—генетики и цитологии, которые мы имеем в блестящем открытии Пайнтера, привело к очень *важным выводам синтетической* биологии. Мне кажется очень важным дальнейшее углубление этого синтеза путем вовлечения в эту проблему *данных третьей биологической дисциплины*—биохимии, хотя здесь ввиду недостаточности наших знаний о химии важнейших для нас органических соединений, в особенности белковых, нам придется довольствоваться лишь некоторыми теоретическими соображениями.

3

Мы видели, что в основе хромосомы лежит продольная, иногда спирально закрученная нить, которую я называю *генонемой, потому что она несет на* себе расположенные в определенном порядке гены. В большинстве хромосом мы находим в зависимости от стадий, т. е. отношения к митозу, одну или две генонемы, *но в некоторых* хромосомах это число может увеличиться в 2, 4 или 8 раз. В спаренных (конъюгировавших) хромосомах дрозофилы можно ясно сосчитать 8 или 16 генонем (рис. 3). Генонемы сегментированы: на определенных пунктах, находящихся друг от друга на различных расстояниях, сидят хромомеры, заметные на препарате то лишь в виде тончайших едва различимых при самых больших увеличениях зерен, то гораздо более крупные и ярко окрашиваемые. Генонемы *занимают лишь незначительную* часть хромосомы, которая выполнена хромоплазмой. Последняя или сплошь окрашивается основными красками и тогда состоит из хроматина и содержит большое количество тимонуклеиновой кислоты, или же остается бледной и очевидно нуклеиновой кислоты не содержит.

Рис. 3. Схема структуры хромосом в слюнных железах дрозофилы по Н. К. Кольцову (Science, 1934).

Некоторые цитологи придают нуклеиновой кислоте особо важное значение. Так, Демерец (Demerec, 1934) считает, что все гены являются лишь вариантами или даже просто изомерами тимонуклеиновой кислоты. Я никак не могу с этим согла-



ситься, так как молекулярная структура *тимонуклеиновой* кислоты слишком проста и однородна. Ведь это прежде всего не *белковая молекула*. В состав ее входят четыре остатка фосфорной кислоты, четыре молекулы сахара—гексозы у большинства животных или пентозы у растений—и четыре ароматических радикала (пуриновых и пиридиновых оснований), обычно: гуанин, тимин, цитозин и аденин (рис. 5). Благодаря восьми кислотным группам эта небольшая молекула (около 50 ангстремов в длину) обладает сильными кислотными свойствами и притягивает основные краски. У всех животных и растений нуклеиновая кислота одинакова или почти одинакова: думать о миллионах изомеров этой молекулы не приходится.

Кроме того фельгеновская реакция показывает, что далеко не всегда в ядрах имеется нуклеиновая кислота—хроматин. В ядрах овоцита ее как раз почти нет, и хромосомы здесь не красятся по Фельгену. Наоборот, в протоплазматическом теле овоцита нуклеиновая кислота имеется. Я считаю поэтому, что хроматин—нуклеиновая кислота—никакого отношения к генам не имеет и вероятнее всего является некоторым чехлом вокруг генонемы, может быть играющим ту или иную роль при обмене веществ.

Вряд ли можно приписывать генам какую-либо иную природу, кроме химической. Обычно генетики считают, что гены—огромные белковые молекулы. Я иду далее и думаю, что вся *генонема представляет собой одну длинную молекулу*, радикалами которой являются гены; возможно, впрочем, что генонема представляет собой не одну молекулу, а пучок таких длинных параллельных молекул, составляющих вместе огромную мицеллу той же длины.

В основе *такой молекулы лежит по моему* мнению однообразно построенная стержневая полимерная цепь, состоящая, вероятно, из коротких полипептидных звеньев. Ввиду того что при кроссинговере гомологичные хромосомы, а при транслокациях даже разные хромосомы могут обмениваться своими частями, я считаю, что *осевая генонемная нить* во всех хромосомах одинакова. Примыкая в общем к взглядам мисс Д. М. Ринч[1], я на своем схематическом рис. 4 изображаю каждое звено основной нити генонемы в виде полиглицил-лизил-диаргинина. Выбор для схемы именно этого полипептида, конечно, произвольный, *но анализ продуктов* распада ядерных белков—протамина и гистона—обнаруживает здесь обычно преобладающий процент именно аргинина и лизина. Притом же эти диаминокислоты благодаря наличию свободных аминогрупп могут легко присоединять к себе молекулы нуклеиновой

[1] D. M. Wrinch, Nature, 22/XII, 1934.

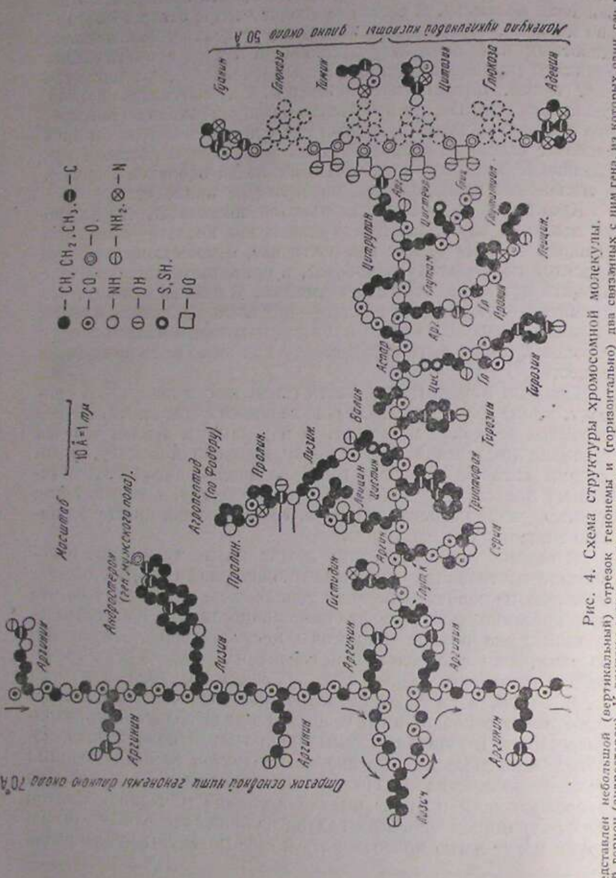



Рис. 4. Схема структуры хромосомной молекулы.

Представлен небольшой (вертикальный) отрезок генонемы и (горизонтально) два связанных с ним гена, из которых один ген мужского гормона (андростерон). К другому нижнему сложному гену прикреплена молекула тимонуклеиновой кислоты. Все размеры радикалов молекулы приведены с более или менее точным соблюдением показанного масштаба.



кислоты, которой так много на некоторых стадиях развития хромосом, а также боковые цепи полипептидов. Введение в схему большого количества глициновых или аланиновых ядер позволило бы значительно удлинить размеры основного стержня хромосомной молекулы.

Длина этого стержня в гигантских хромосомах слюнной железы дрозофилы достигает нескольких десятков микронов. Еще несколько лет назад одна мысль о существовании столь длинных молекул показалась бы совершенно абсурдной. Но исследования последнего времени по структуре молекул некоторых естественных и искусственных высокомолекулярных соединений (целлюлеза, каучук, полистирол, оксиметилен и др.) приводят крупнейших из современных химиков-органиков к заключению, что подобные гигантские молекулы действительно существуют в природе и в некоторых случаях могут быть даже синтезированы[1].

На осевом стержне генонемы в виде боковых ветвей расположены гены. На основании цитологической картины расстояние между двумя соседними генами измеряется обычно десятыми или даже сотыми долями микронов. Для сокращения схематического рисунка я помещаю два гена несколько ближе друг к другу—на расстоянии около 5 $m\mu = 50$ ангстремов. Один из двух гипотетических генов я представил в виде длинной сложной цепи, а другой—в виде очень простой короткой.

Сложный ген я изобразил схематически в виде очень диференцированного полипептида, в который включены почти все известные нам аминокислоты и некоторые дикетопиперазины. Структура каждой аминокислоты показана с точностью и соблюдены реальные размеры их, как показывает помещенный наверху схемы масштаб. Для гена такой сложности перестановка отдельных аминокислотных радикалов или замена их близкими к ним обеспечивает возможность квадрильонов изомеров, число, которое с избытком достаточно, чтобы объяснить огромное разнообразие генов в животном и растительном царстве.

На свободном конце этого гена я рисую молекулу нуклеиновой кислоты. Но это не единственный пункт, к которому нуклеиновая кислота может временно присоединиться, так как всякая свободная аминогруппа может при тех или иных физико-химических условиях хромоплазмы связаться хотя бы

[1] H. Staudinger, Die hochmolekularen organischen Verbindungen, Berlin, J. Springer, стр. 1—540, 1932.—К. Г. Мейер и Г. Марк, Строение высокомолекулярных органических соединений, Госхимтехиздат, стр. 1—176, 1932.—H. Mark, Physik und Chemie der Cellulose, Berlin, J. Springer, 1—330, 1932.—W. T. Astbury, Fundamentals of fibre structure, Oxford University Press, 1—186, 1933.

на время с одним из водородов нуклеиновой кислоты, другие кислотные радикалы которой обеспечивают сродство хроматина с основными красками.

Само собой разумеется, что физиологический синтез такой сложной молекулы, какой мне рисуется генонема, невероятен. Генонемная молекула имеет историческое, эволюционное происхождение, изменяясь лишь путем мутаций и транслокаций, причем огромное количество таких мутаций элиминируется естественным отбором. Лишь при наличии уже готовых генонемных молекул рядом с ними могут возникать из имеющихся в хромоплазме аминокислотных и других радикалов подобные же гигантские молекулы. И. Штаундингер признает, что длинные цепные молекулы органических веществ, например, каучука, возникают в природе совершенно иным—«принципиально иным способом», чем в наших лабораторных синтезах. Я уже ранее развивал мысль, что *этот способ—кристаллизация, отложение из окружающего раствора аминокислотных и других ионов на соответствующие места кристаллической решетки, которой является генонемная мицелла*. Изучение конъюгации гомологичных хромосом в слюнных железах дрозофилы наглядно показывает, что одинаковые локусы—сегменты гомологичных хромосом—обнаруживают большую силу притяжения друг к другу на таких расстояниях, которые измеряются микронами. В пределах молекулы притяжение между атомами сходных радикалов, отделенных друг от друга несколькими ангстремами, должно быть гораздо больше[1]. При известных физико-химических условиях генонемная молекула может наслоить из ионов окружающего раствора другую или другие такие же молекулы и превратиться в кристаллический пучок однородных молекул—мицеллу той или иной предельной для данных условий толщины. При резком изменении физико-химических условий равновесие кристаллита нарушается, и он может распасться на два пучка—генонема расщепится по длине, так как силы главных валентностей больше, чем силы боковых притяжений. При других условиях поверхностные слои кристаллита могут раствориться, распасться на отдельные гены, группы или обломки генов. В таком случае эти последние переходят в хромоплазму, а отсюда в нуклеоплазму и при растворении оболочки ядра во время митоза—в протоплазму клеточного тела. Таким образом гены

[1] В. К. Фредерикс в своей интересной работе «Современные представления о строении анизотропной жидкости» (Ж. Физич. химии, т. 3, вып. 6, 1936) приходит к заключению, что ориентирующее влияние одних длинных молекул на другие распространяется на расстояние, измеряемое микронами.



или продукты их распада переходят в протоплазму и могут так или иначе влиять на морфогенез развивающегося яйца.

## 4

Все сказанное выше, конечно, не более как теоретические предположения. Произвести точный анализ химической структуры генонемы и динамики ее деления мы, конечно, не в состоянии, и, вероятно, не скоро сможем думать об его осуществлении. Но вряд ли кто-нибудь может сомневаться в химической природе генов и в том, что их воздействие на протоплазму клеточного тела, а следовательно, и на морфогенез, тоже химическое.

Некоторые конкретные указания на химическую природу генов нам могут дать факты, касающиеся исследования химических особенностей крови. Хорошо известны наследственные особенности агглютинации эритроцитов у человека. Четыре главных типа человека отличаются друг от друга наличием или отсутствием двух разных агглютининов в кровяной сыворотке и наличием или отсутствием двух разных агглютиногенов в самих эритроцитах. Большинство современных генетиков полагает, что эти отличия обусловливаются серией алленоморфов из трех различных генов, могущих замещать друг друга в одном и том же локусе одной из хромосом. Исследования В. Н. Шредер в Институте экспериментальной биологии показали, что агглютинины представляют собой евглобулины, а агглютиногены—липоиды; химически и те и другие несколько различны между собой для каждой из четырех человеческих групп. Так как группа крови сохраняется у каждого человека на всю жизнь, это значит, что при всех условиях обмена веществ агглютинин A не может перейти в агглютинин B и, наоборот, так же как и агглютиногены $\alpha$ и $\beta$ необратимы. Конечно, количество агглютининов и агглютиногенов возрастает в течение роста и при обмене веществ за счет обломков белков и липоидов, поступающих через пищу. Но ассимиляция этих обломков происходит лишь вокруг имеющейся уже в данном организме кристаллической решетки агглютининов и агглютиногенов. Так как эта кристаллическая решетка может передаваться по наследству только в виде гена, то отсюда вывод: в том гене, который генетиками связывается с агглютинацией, имеются одновременно радикалы молекул соответствующего группе агглютинина и агглютиногена, значит радикалы евглобулина и лецитиноподобного липоида.

Если мы предположим, что в состав гена входят целиком молекулы евглобулина—одного из самых сложных белков—и лецитина, а не только специфически активные части этих молекул, то молекулярная структура данного гена окажется не менее сложной, чем изображенная на рис. 4.

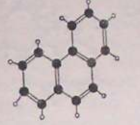
5

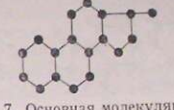
Гипотетическое утверждение, что крупная сложная молекула специфического белка не может быть синтезирована в организме при отсутствии уже готовой такой же кристаллической решетки, вытекает из ничтожно малой вероятности такого синтеза при возможности бесконечного числа изомеров такой молекулы. Иначе обстоит дело по отношению к более простым молекулам, как углеводы или аминокислоты. Мы знаем, что все зеленые растения обладают способностью их синтеза, между тем как клетки животных лишены способности синтезировать большинство из этих соединений. Причина такого различия заключается, повидимому, в том, что зеленые растения обладают особым источником энергии, необходимым для такого синтеза, тогда как животный организм лишен этого источника: несмотря на наличие кристаллических решеток аминокислот в хромосомах животных их клетки могут синтезировать лишь немногие из аминокислот. Но значит ли это, что при ассимиляции сложных углеводов и аминокислот в зеленом растении готовые кристаллические решетки этих молекул никакой роли не играют? На этот вопрос мы не можем ответить утвердительно; может быть, и играют. Во всяком случае можно почти с полной уверенностью сказать, что без готовой кристаллической решетки хлорофила в хроматофоре зеленое растение не может синтезировать хлорофил, и вполне возможно, что в хроматофоре, который несет зигота, заключены и кристаллические решетки крахмала.

Рис. 5. *a*—молекула аскорбиновой кислоты (витамина C) $C_6H_8O_6$ по Хирсту (Journ. chem. Soc. London, 1933). Черные кружки обозначают атомы углерода, белые мелкие—атомы водорода, квадратики—атомы кислорода. То же обозначение и на следующих рисунках. *b*—молекула витамина A по Карреру (Helv. Chim. Acta, 16, 1933), *c*—молекула тироксина; значок J обозначает атом иода.

В этом отношении для нас представляет интерес группа витаминов, т. е. в общем очень простых органических соединений, которые необходимы для жизни животных и в то же время у большинства животных не могут синтезироваться, а должны быть в ничтожных количествах получены извне в пище. На рис. 5*a* изображена молекула противоцынготного витамина C (аскорбиновой кислоты). Это соединение вырабатывается в большом количестве цитрусовыми и другими растениями, но также и в органах некоторых млекопитающих. Гук (1935) сообщает, что в последнем случае аскорбиновая кислота является продуктом распада мальтозы, происходящего под влиянием особого энзима. Повидимому, это—экзотермическая реакция, не требующая затраты энергии. При распаде мальтозы могут получаться самые разнообразные продукты; почему же здесь получается именно аскорбиновая кислота? Не берут ли на себя роль энзима кристаллические решетки—мицеллы аскорбиновой кислоты? Мальтоза, источник происхождения аскорбиновой кислоты, широко распространена в организмах, но те млекопитающие, как человек, в наследственных молекулах которых




Рис. 6. Молекула фенантрена.


Рис. 7. Основная молекулярная решетка группы холанов.

нет ничтожных количеств мицелл аскорбиновой кислоты, не могут ассимилировать этих молекул из молекул мальтозы и нуждаются во введении витамина C с пищей. Мы очень мало знаем о химической и физической природе энзимов, и возможно, что такое толкование приложимо ко многим из них.

То же самое рассуждение можно применить и к витамину A, молекула которого изображена на рис. 5*b*. Возможно, конечно, что и здесь в состав генонемы входят не целиком эти молекулы витамина, а только их активные, не создаваемые без образца части. Но эти молекулы так просты, что трудно выделить из них какие-то особо активные части.

Большой интерес специально для морфогенетика представляет группа химических соединений, известных под именем стеронов. Сюда принадлежат холестерин, желчные кислоты, три половых гормона—мужской, овариальный и желтого тела, витамин D, алкалоид строфантидин, карциногенное вещество бензпирен и, наконец, извлеченное Нидгэмом неврогенное вещество, имеющееся в организаторе верхней губы бластопора амфибий и вызывающее образование нервной трубки из эктодермы. Стереоформулы этих молекул изображены на рис. 6—13 в той мере, в какой они установлены исследованиями последних лет: некоторые формулы уже проверены синтезом. Все эти разнообразные вещества являются производными фенантрена,

состоящего из трех бензольных ядер (рис. 6). Следующей ступенью осложнения является основное ядро холана и всей группы желчных кислот, характеризующееся присоединением четвертого неполного бензольного кольца (рис. 7). Эту решетку из четырех бензольных колец мы находим у всех стеренов (рис. 9—14).

Повидимому, все стероны являются производными холана и холестерина (рис. 13*a*), но не все они могут образоваться в человеческом организме. Так, эргостерон, из которого под действием ультрафиолетовых лучей развивается витамин D, имеет молекулу (рис. 13*b*), чрезвычайно схожую с молекулой холестерина и отличающуюся только одним лишним углеродом и одной двойной связью. Но холестерин, повидимому, синте-

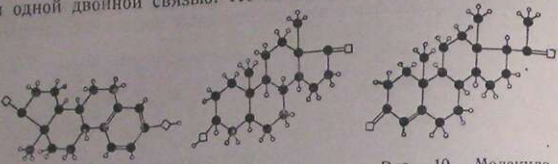


Рис. 8. Молекула женского гормона «эстрина» по Бутенанду (1934).

Рис. 9. Молекула мужского гормона «андростерона», синтезированного Ружичкой (Naturwiss., 1935).

Рис. 10. Молекула лутеостерона по Прайду (Nature, 1935).

зируется в животном организме, а витамин D, как и другие витамины, должен быть непременно доставлен извне с пищей. Значит кристаллической решетки витамина D в человеческих генонемах нет, а без нее реакция перехода холестерина в витамин D произойти не может.

Точно так же отсутствует, повидимому, в организме человека и строфантидин (дилевский углеводород, рис. 14), сильное сердечное средство, алкалоид из наперстянки.

Напротив, три половых гормона (рис. 8—10) свободно синтезируются в организме: их поступления через пищу не требуется. При этом в течение всего развития человека и в течение всей его жизни поддерживается определенное соотношение между этими гормонами, и резкое изменение этого соотношения может повлечь за собой более или менее крупное нарушение нормального полового диморфизма: ведь в моче женщины наблюдается некоторое небольшое количество мужского гормона, а в моче мужчины есть и женский гормон. Значит и тот и другой гормон образуется в каждом поле, но, очевидно, существует какой-то механизм, который математически точно поддерживает нормальное для каждого пола соотношение между ними.



Такой механизм мы знаем в организме только один — хромосомный.

Генетики, связывающие определение пола с генами, считают экспериментально доказанным, что у дрозофилы во всех аутосомах и у самца и у самки имеется по нескольку генов мужского пола, а в икс-хромосомах имеются гены женского пола—тоже, вероятно, не один, а несколько. Общее соотношение между количеством икс-хромосом и аутосом во всех клетках остается в течение всей жизни организма строго постоянным и сообразным полу. Отсюда можно сделать вывод, что каждой молекуле полового гормона соответствует одна молекула полового гена. А так как по сравнению с остальными представителями группы стеронов ни эстрон, ни адростерон нельзя представить себе упрощенным, не лишив его специфичности, приходится заключить о тождестве между андростероном и мужским половым геном, с одной стороны, и эстроном и женским половым геном—с другой. Поэтому-то я поместил в свою схему генонемной молекулы непосредственно андростерон (рис. 4).

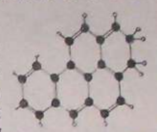


Рис. 11. Молекула карциногенного гормона — бенцпирена по Прайду.

Карциногенный бензпирен (рис. 11), который может быть извлечен из дегтя, как известно, вызывающего при втирании опухоли, может, повидимому, возникать в организме и спонтанно. Возможно, что он изредка при тех или иных условиях образуется из других стеронов организма, но наследственный семейный характер, наблюдаемый при некоторых опухолях, позволяет думать, что иногда и бензпирен включается в состав генонемной молекулы.

И уже во всяком случае должен быть включен в генонемную молекулу нидгемовский стерон, вызывающий в ранней гаструле амфибий образование нервной трубки.

Таким образом, из группы стеронов мы нашли уже четыре химических вещества, молекулы которых в роли затравок передаются, вероятно, через хромосомы и которые имеют непосредственное отношение к механике развития; но не надо забывать, что и проблема злокачественных опухолей относится в значительной степени к области механики развития. Мы можем присоединить сюда также тироксин, ускоряющий метаморфоз амфибий и представляющий собой дериват аминокислоты—дииодтирозина (рис. 5*a*): ведь это тоже, вероятно, наследственное вещество, потому что у аксолотля в противоположность другим амфибиям его мало или совсем нет. Я считаю себя в праве вставить радикал тироксина в большой ген моей схематической генонемной молекулы (рис. 14).

Если к области механики развития присоединить также проблему отложения пигмента в лепестках цветов растений,— а по-моему этого нельзя не сделать,—то число близких к нашему научному освоению геногормонов уже теперь можно значительно расширить. Генетика пигментации цветов разработана довольно детально, а теперь благодаря главным образом, трудам Р. Робинзона разработана и химия пигментов. На

Рис. 12. *a*—молекула холестерина, *b*—молекула эргостерола (провитамина D (по Ружичка и Прайду).

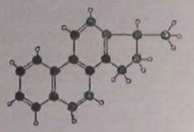


Рис. 13. Молекула строфантидина (дилевского углеводорода) по Прайду.

рис. 14 изображена довольно сложная и крупная молекула одного из антоцианов — цианина, содержащая 75 атомов ($C_{31}H_{31}O_{16}Cl$), другие исследованные антоцианины отличаются лишь числом кислородных атомов и структурой присоединяемых углеводов. Возможно, что некоторая часть молекулы соответствующих антоцианинов входит в состав генонемной молекулы, а дальнейшая переработка происходит за счет тех или иных, тоже наследственных энзимов. Синтез различных антоцианов в лаборатории требует не менее 20 последовательных сложных реакций. Мало вероятно, чтобы таким же путем возникали пигменты и у растений. Приходится заключить, что основные радикалы антоцианов имеются в растении, т. е. в генонемах уже в виде готовых кристаллических решеток. Вопрос о генетической биохимии антоцианов в настоящее время пересматривается в связи с указанными выше чисто биохимическими исследованиями.

Рис. 14. Молекула цианидин-хлорида по Р. Робинзону (Nature, 1935).

$C_{15}H_{11}O_6Cl + 2C_6H_{10}O_6$
цианидин-хлорид

$C_{15}H_{11}O_5Cl + 2C_6H_{10}O_5$
пеларгонидин-хлорид

$C_{15}H_{11}O_7Cl + 2C_6H_{10}O_5 + 2C_7H_4O_3$
дельфинидин-хлорид

Молекулы растительных пигментов по Р. Робинзону.



## 6

Каким образом на методике морфогенетических работ должно отразиться внимание к достижениям родственных биологических дисциплин: цитологии, биохимии, генетики?

Прежде всего морфогенетик должен проникнуться убеждением, что обмен веществ между ядром и протоплазмой играет очень важную роль в морфогенезе. Во время так называемой стадии покоя ядра (которая на самом деле является стадией наибольшей физиологической активности) ядро перерабатывает поступающие в него из клеточного тела вещества, ассимилируя их сообразно имеющимся в хромосомах кристаллическим решеткам, а во время митоза, когда нуклеоплазма смешивается с протоплазмой клеточного тела, оно отдает последней ассимилированные продукты. Это явление с невызывающей никаких сомнений отчетливостью обнаруживается при созревании овоцитов, в особенности в крупных яйцах, но, конечно, оно имеет место и при всяком митозе.

Вряд ли, однако, можно сомневаться в том, что выход продуктов хромосомной ассимиляции из ядра в клеточное тело происходит не только при митозе, но и в промежутке между митозами, когда ядерная оболочка остается целой. В большинстве железистых клеток, в особенности в слюнных и шелкоотделительных железах насекомых, в паутинных железах пауков и пр., ядра достигают огромной величины, иногда имеют особенно большую поверхность, свидетельствующую об усиленном обмене, однако, никогда не делятся и не теряют своей оболочки. Значит и при наличии ядерной оболочки обмен возможен. Но все же главным моментом выхода нуклеоплазмы остается, конечно, митоз.

Полупроницаемая оболочка ядра допускает, конечно, не всякий выход органических веществ, а диференцированный— для одних он легок, для других затруднен или даже совсем закрыт. В этом смысле именно выход веществ из «спокойного» ядра представляет собой интерес для морфогенетика, так как он может быть причиной локальной диференцировки яйца. У нас нет оснований думать, что ядерные оболочки во всех клетках одинаковы по своим полупроницаемым свойствам; отсюда мы можем заключить, что несмотря на тождество хромосомных комплексов ядерные выделения могут быть на стадии покоя различны.

Является ли тождественной нуклеоплазма всех ядер данного зародыша в момент митоза и смешения ее с протоплазмой клеточного тела? На этот вопрос также нельзя ответить утвердительно. Конечно, кристаллические решетки в генонемах всех клеток одинаковы, но подвоз к ним тех или иных веществ из

протоплазмы может быть различен, и в результате после подготовки генонем к расщеплению избыток разных составных частей генонем, переходящий в нуклеоплазму, а отсюда в протоплазму клеточного тела, может в разных случаях оказаться различным. Таким образом, и при митозе приток формообразующих гормонов из ядра может быть в некоторой мере диференцированным, в особенности после наступления ясной диференцировки клеток.

Здесь интересно отметить, что неврогенный стерон, который нормально находится в верхней губе бластопора амфибий, может быть извлечен из всех тканей тела, но только при том условии, если они будут убиты нагреванием или каким-либо другим способом. Очень вероятно, что убивание тканей требуется для того, чтобы лишить ядерную оболочку клеток полупроницаемых свойств и дать таким образом свободный выход из нуклеоплазмы гормону, содержащемуся, очевидно, во всех тканевых ядрах.

Каждая клетка непосредственно за митозом обогащается из ядра комплексом всех или почти всех специфических для вида веществ, которые в течение всего последующего до нового митоза периода, вступая в протоплазменный обмен, постепенно изменяются и может быть даже совсем исчезают из клеточного тела. Это дает нам право говорить о «возрасте» клетки: непосредственно вслед за митозом она является как бы «омоложенной», возвращенной по крайней мере до известной степени к состоянию недиференцированной и омнипотентной зачатковой клетки; но с возрастом она все более и более диференцируется, растрачивая по частям полученный ею из нуклеоплазмы полный набор генов, их комплексов и их обломков.

В начале дробления, когда бластомеры почти одинаковы, ядерный обмен веществ идет во всех клетках равномерно; все бластомеры одновременно делятся митотически, и в этот момент все яйцо как единое целое обогащается ядерными веществами. В этот период процесс развития нетрудно разделить на отдельные, точно отграниченные друг от друга стадии. То же самое мы наблюдаем, когда внутри зародыша обособляется зачаток какого-либо органа, состоящий еще из индиферентных клеток: здесь также одно или несколько митотических делений проходят одновременно во всех или почти во всех клетках, равномерно обогащая все силовое поле зачатка комплексами хромосомных генов. Но с течением времени в различных пунктах силового поля в зависимости от влияния внешней среды, соседних силовых полей и всего силового поля зародыша возникает диференцировка. Теперь ядерный обмен веществ в разных клетках происходит уже с разной скоростью, согласованность митозов расстраивается, и силовое поле все



более и более диференцируется. Чередование периодов согласованного и несогласованного митотического деления, особенно ясное у насекомых, должно играть большую роль в механике развития.

Выделившиеся из ядра генные вещества распространяются более или менее неравномерно по всей клетке путем дифузии. Уже здесь некоторые из них потребляются, вступая в соединение с теми или иными протоплазматическими частицами. Другие не находят здесь потребителей и выходят за пределы клетки через межклетные мостики или межклетные пространства, иногда как гормоны взрослого организма разносятся кровью по всему силовому полю зародыша. Каждый бластомер, каждая клетка развивающегося зародыша после митоза становится полюсом нового силового поля: от него по разным или только по некоторым направлениям расходятся убывающие градиенты, по которым распространяются гены или продукты этих генов, уже переработанные в протоплазме той клетки, которая их выделила.

Многие гены в течение длительного периода после выхода из ядра не находят потребителей, и тогда они постепенно накопляются в зародыше, оставаясь неактивными. Р. Гольдшмидт придает особенно важное значение такому накоплению, считая, что гены (или их продукты) должны сначала накопиться в организме до некоторого уровня, прежде чем смогут оказать свое действие. Конечно, гены окраски глаз у дрозофилы вступают в действие только в позднем периоде развития, а до начала пигментации они, выделяясь из ядер при каждом митозе, остаются, вероятно, морфологически неактивными и подвергаются, как все белки, углеводы и липоиды, деструктивному метаболизму. Вряд ли для пигментации глаза имеют какое-либо значение те глазные гены, которые выделялись где-либо в бластомерах или в клетках кишечника и других далеких от глаза органах. Накопление генов окраски глаз происходит, конечно, только в протоплазме клеток самого глаза.

Возникает вопрос: почему гены окраски глаз, выделяемые из всех ядер, вступают в реакцию только в зачатке глаза и то только на одной определенной стадии. Наиболее вероятный ответ на этот вопрос заключается в том, что в других местах для них нет потребителей, им не с чем вступать в реакцию. Очевидно, среди всех клеток куколки дрозофилы только в определенных клетках глазного зачатка и, повидимому, также отчасти в оболочках половой железы имеются те вещества и те энзимы, с которыми выделенные из ядра глазные гены могут вступать в реакцию.

Возможно допустить, что некоторые кристаллические решетки, попадая из генонем в протоплазму клеточного тела,

здесь находят условия для своего роста: кристаллиты увеличиваются в размерах за счет радикалов, имеющихся в протоплазматическом растворе, и распадаются, делятся, дочерние кристаллы растут снова. Такое предположение подтверждается наличием в протоплазме разнообразнейших зерен, гранул, неправильно объединяемых морфологами под общим названием хондриосом, которым обычно приписывается способность «размножения делением». Вероятно, эти митохондрии не что иное как кристаллиты различных веществ, и может быть некоторые из них происходят из ядерных веществ. В этом случае увеличение количества генных веществ в клетке определяется притоком к ней извне таких продуктов распада, за счет которых в протоплазме клеточного тела могут расти те или иные генные решетки.

## 7

Мы имеем в настоящее время экспериментальное доказательство того, что некоторые формоопределяющие вещества имеются во всех клетках организма, даже в тех, относительно которых говорить об их формативном значении не приходится. Еще недавно, когда только что было открыто, что вещество, содержащееся в высушенном или вообще убитом «организаторе» верхней губы бластопора амфибий, вызывает в гаструле образование нервной трубки из эктодермы, думали, что это вещество специфично для «организатора». Но интересные опыты Голтфретера показали, что это вещество содержится в самых различных органах и тканях даже взрослого млекопитающего: в убитом состоянии эти органы и ткани могут заменить нормальный «организатор» нервной трубки. Если согласиться с высказанным мною предположением, что неврогенный стерол (вероятно, у всех позвоночных) входит в состав генонемной молекулы, то наличие его во всех клетках организма представляется вполне естественным.

Но если в данном случае специфичный по своему формативному действию гормон является неспецифичным, то возможны и такие случаи, когда подобные формативные гормоны выделяются только определенными клетками или зачатками органов. Так, Н. В. Насонову[1] удалось из прохондральной ткани выделить гормон, который вызывает в культуре соединительной ткани образование хряща.

Недавно научный сотрудник Института экспериментальной биологии Ю. В. Лопашов произвел любопытный эксперимент. Он высушивал глазную чашу тритона и вкладывал ее под эктодерму ранней гаструлы: в связи с мертвым трансплантатом

[1] Доклады Академии наук, том 3, вып. 3, 1934.



том образовалось большее или меньшее количество глаз, равно как и отдельных хрусталиков. Значит здесь формативный гормон оказался специфичным не только по своему действию, но и по своему происхождению, так как другие высушенные органы и зачатки вызывают в том же месте и на той же стадии только образование нервных трубок. Возможно, что свою специфичность ген гормона приобретает только в протоплазме клеточного тела глазных чаш или почему-либо выделяется здесь из ядер в особенно большом количестве. В аналогичном случае тироксин выделяется из щитовидной железы, может быть, только потому, что плазма этих клеток задерживает в отличие от остальных клеток тела значительное количество иода, приносимого кровью; самый же процесс ассимиляции тироксина вокруг первичных генонемных кристаллических решеток происходит, вероятно, в ядре, участие которого в процессе приготовления коллоида демонстрируется очень ясно гистологическими картинами.

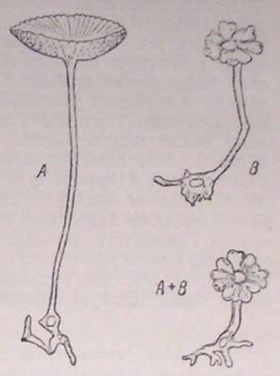


Рис. 15. *A*—Acetabularia mediterranea, *B*—Acetabularia wettsteini. *A*+*B*—регенерация стебля A. mediterranea, посаженного на ризоид A. wettsteini. По Геммерлингу, 1934.

В только что приведенных примерах нам приходится несколько окольными путями на основании теоретических соображений доказывать, что формативные гормоны источником своего происхождения имеют кристаллические решетки в ядрах клеток. Но мы имеем и эмпирические факты, доказывающие это прямым путем.

Геммерлинг в своей интересной работе по одноклеточной морской водоросли Acetabularia (рис. 15) показал это достаточно убедительно[1].

Ацетабулярии—гигантские одноядерные клетки со сложной морфологией—имеют стебелек, достигающий в длину до 5 см, с несущим ядро ризоидом и шапочкой. В Средиземном море есть два вида этого рода: A. mediterranea с длинным стебельком и шапочкой в виде блюдца и A. wettsteini с розетковидной шапочкой и коротким стебельком. Отрезанный от со-

[1] Hemmerling, Naturwissenschaften, 1934.

держащего ядро ризоида стебелек может жить очень долго— до шести месяцев, конечно, не размножаясь. Он может даже регенерировать шапочку на верхнем конце и ризоиды на нижнем за счет накопившихся в нем ранее формообразующих веществ, запасы которых понемногу исчезают. Геммерлинг доказывает, что эти формообразующие вещества, одно из которых индуцирует шапочку, а другое ризоид, источником своим имеют гены, заключенные в ядре. Он пересаживает стебелек A. mediterranea, лишенный ризоида и шапочки, на отрезанный ризоид A. wettsteini, содержащий ядро. Вначале, пока в стебельке не иссякло индуцирующее шапочку вещество A. mediterranea, может возникнуть шапочка A. mediterranea, как на стебельке этого вида, совсем лишенном ядра. Но если срезать и эту шапочку, то вырастает уже шапочка A. wettsteini благодаря воздействию ядра этого вида, заключенного в ризоиде. Геммерлинг делает отсюда вывод, что формообразующее вещество является либо непосредственно геном, либо продуктом переработки гена в протоплазме безразлично к какому бы виду протоплазма ни принадлежала. Ввиду того что форма и величина регенерата зависят от количества формообразующего вещества, Геммерлинг настаивает на том, что здесь ген не является энзимом, а непосредственно как вещество вступает в реакцию. Отмечу, что ген здесь выходит из ядра не при митозе, а дифундируя через ядерную оболочку.

## 8

За последние месяцы появились две работы, которые можно назвать первыми исследованиями по механике развития дрозофилы. Работы эти проведены совершенно независимо друг от друга в Москве и в Берлине и с различной методикой, но дали удивительно сходные результаты.

Осенью 1934 г. сотрудник Института экспериментальной биологии Г. Г. Фризен сделал на конференции института доклад о «рентгеноморфозах» у дрозофилы. Он подвергал взрослых личинок и куколок этого вида кратковременному—в течение немногих минут—действию сильных доз рентгеновских лучей—от двух до четырех тысяч r—не с целью вызвать наследственные мутации, а чтобы посмотреть, как влияет такое облучение на фенотип развивающейся мухи. Он получил в результате огромное количество морфозов. Иногда почти все мухи, вышедшие из облученных яиц, оказывались измененными, но эти изменения были чисто фенотипическими и по наследству не передавались. Изучение измененных мух позволило установить два интереснейших факта. Во-первых, получаемые в опытах фенотипические изменения оказались совершенно схожими



с теми, которые в других генотипах появляются в результате действия определенных генов, влияющих на положение крыла, крыловые вырезки, огрубение глазных фасеток, редукцию щетинок и пр. Во-вторых, характер морфозов определяется возрастом личинки или куколки, на который падал момент облучения. Облучение ранних возрастов вызывало иногда в 100% одни морфозы, перенесение момента облучения на более поздний возраст через 24 часа вызывало уже совершенно иную картину: прежние морфозы почти совсем пропадали и заменялись огромным процентом других морфозов и т. д. Таким образом, для каждого морфоза можно было установить определенный возраст, на котором надо произвести облучение, чтобы с полной уверенностью получить большое количество мух, соответственным образом измененных, но не передающих это изменение по наследству. Чтобы имитировать в фенотипе действие гена, вызывающего вырезки на крыле, или растопыренные крылья, или грубые глаза, или отсутствие тех или иных щетинок, достаточно в течение немногих минут рентгенизировать нормальных личинок соответствующих куколок на совершенно определенной для каждого имитируемого гена стадии развития.

Отсюда можно сделать вывод, что в генотипе, содержащем имитируемый ген, последний вступает в действие как раз на той же самой стадии и действие его таково, что оно может быть заменено облучением.

К сожалению, мы ничего не знаем о том, какой эффект производят вообще рентгеновские лучи на живую клетку, на зародыш. Одно можно сказать с уверенностью, что в данном случае эффект их не тот, как при обычном вызывании мутаций по методу Меллера. Рентгеноморфозы как не наследственные изменения ничего общего с мутациями не имеют, в них хромосомный аппарат остается незатронутым. Действие лучей в данном случае чисто морфогенетическое—на протоплазму клеточного тела, а не на ядро. Здесь в протоплазме происходит какое-то изменение нормального хода химических процессов в том же направлении, в котором они изменяются под действием соответствующего гена-модификатора.

В июне 1935 г. в Москве получена последняя книжка Zeitschrift für ind. Abst. u. Vererbungslehre с интереснейшими работами Р. Гольдшмидта. Этот автор еще пять лет назад опубликовал работу по вызыванию мутаций у дрозофилы, но не рентгеновскими лучами, а сублетально высокой температурой. Он нашел, что при действии температуры в 35—37° на взрослых личинок в течение 18—24 час. получаются, с одной стороны, наследственные мутации обычного типа, закрепляющиеся в потомстве, а с другой стороны, фенотипиче-

ненаследственные изменения тех самых особей, которые
ские ненаследственные изменения. Эти ненаследственные изменения
подвергались нагреванию. Эти ненаследственные изменения
являются параллельными тем, которые вызываются в других
случаях мутировавшими генами.

Эти исследования были подтверждены в общем рядом ис-
следователей—у нас Рокицким и Эфроимсоном. Кроме некото-
рого повышения наследственных мутаций—видимых и леталь-
ных,—они находили также большое количество ненаследствен-
ных изменений, но особенного внимания на эти изменения не
обратили, констатируя только, что между фенотипными измене-
ниями мух-родителей и редкими мутациями, проявляющи-
мися в их потомстве, сколько-нибудь заметного качественного
параллелизма не наблюдается.

Сам Гольдшмидт на этот раз занялся исключительно нена-
следственными изменениями и рассматривает свою работу, как
посвященную только проблеме физиологии развития. Он при-
дал исследованию очень широкий размах и рассматривает
вызванные температурой ненаследственные изменения у
450 000 мух.

Гольдшмидт вел работу по своей прежней методике, подвер-
гая личинок и куколок дрозофилы точно до полусуток опре-
деленного возраста действию температуры 35—37° в течение
6—24 часов. Шестичасовое воздействие оказывалось в боль-
шинстве случаев недостаточным. Основные результаты полу-
чились те же, как в опытах Фризена, и температурные мор-
фозы, которые Гольдшмидт называет «фенокопиями», в общем
совпадают с рентгеноморфозами. И здесь мы видим, что темпе-
ратурные фенокопии повторяют фенотипическое проявление
определенных генов при том условии, что температурное воз-
действие падает на определенную стадию развития. Боль-
шинство температурных морфозов совпадает с рентгеноморфо-
зами и по порядку чувствительных стадий. Чтобы вызвать
определенную фенокопию, надо воздействовать на одну опре-
деленную стадию, безразлично, или повышенной температурой,
или облучением.

Мы видели, что природа воздействия рентгеновскими лу-
чами нам неизвестна. Природа воздействия повышенной тем-
пературой более ясна. Вообще с повышением температуры ско-
рость химических реакций возрастает, но только в определен-
ных пределах: при дальнейшем повышении, при подходе к тем-
пературе, вызывающей летальный эффект, скорость химических
реакций понижается и может приблизиться к нулю. Возможно,
что эффект воздействия рентгена сводится также к задержке
тех или иных химических реакций и то же задерживающее
влияние оказывают и соответствующие гены, вступающие в дей-
ствие на той же стадии развития.



Еще пятнадцать лет назад в своей книге «Количественные основы наследственности и видообразования» (1920) Р. Гольдшмидт развил теорию о том, что гены влияют как энзимы, ускоряя или задерживая химические реакции. Новые данные укрепляют обоснованность этой теории. Единственно общим, что может связывать влияние гена, температуры и рентгена, казалось бы является именно влияние на скорость реакций. Для ряда генов, как, например, для действия гена коротконогости у кур, может считаться доказанным, что они действительно задерживают скорость развития определенных участков зародыша на известной стадии.

Я не думаю, одноко, что действие всех генов могло быть сведено только к энзиматозным реакциям. Возможно, что это относится только к определенной группе генов, к так называемым генам-модификаторам: к таким как будто принадлежат все те гены, которых имитируют фенокопии Гольдшмидта и рентгеноморфозы Фризена. В этих случаях молекулярная структура гена, повидимому, не вступает в состав конечного продукта химической реакции, а только присутствует при ней как катализатор, а потому и может быть заменена катализатором совершенно иной природы. Наоборот, в случае регенерации ацетабулярии по Геммерлингу, как мы видели, можно считать доказанным, что вещества, выходящие из ядра, непосредственно вступают в состав продуктов реакции, а не только присутствуют при ней: от количества вышедшего из ядра генного материала зависит и количество образующегося в протоплазме клеточного тела формативного гормона. К таким генам уже не подходит название модификатора: это основные гены, определяющие специфическую природу клеток развивающегося зародыша.

Очень вероятно, что отсутствие таких генов или резкая мутация их должны повлечь за собой гибель зародыша: ввиду их летальности мы обычно не знаем ничего определенного об их фенотипном выражении. Из «видимых» мутаций сюда относятся, очевидно, некоторые гены пигментации, так как молекулярные формы пигментов как будто бы должны быть заложены в виде кристаллических решеток в генонемах. За это говорит и то обстоятельство, что особенности пигментации тела и глаз ни в рентгеноморфозах Фризена, ни в температурных фенокопиях Гольдшмидта не встречаются.

9

Основной вывод моего сообщения заключается в том, что физиологии развития совершенно необходимо выйти из своего теперешнего состояния splendid isolation. Это впрочем в рав-

ной мере относится и к генетике. Только объединение этих двух наук между собой, а также с цитологией и биохимией создаст единую науку, которая может разрешать общие биологические проблемы. Первые шаги к такому объединению трудны. Мы поневоле должны начинать синтез с построения некоторых гипотез, может быть, и не вполне обоснованных, и отсюда итти дедуктивным путем к выводам, которые и подлежат экспериментальной проверке методами каждой из четырех объединенных наук. Поэтому я нисколько не смущаюсь тем, что многие из развиваемых мной здесь гипотетических соображений покажутся рискованными и впоследствии будут, может быть, опровергнуты. Но лучше работать с плохими гипотезами, которые можно опровергнуть, чем без всяких гипотез, когда неизвестно, что надо доказывать или опровергать.



## СОДЕРЖАНИЕ